Série A, N° 222
N° d'ordre 836

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

ALFRED BINET

Directeur-adjoint du laboratoire de psychologie physiologique des Hautes-Études (à la Sorbonne).

1re THÈSE. — Contribution a l'étude du Système nerveux sous-intestinal des Insectes.

2e THÈSE. — Questions proposées par la Faculté.

Soutenues le 24 Décembre 1894, devant la Commission d'examen.

M. BONNIER, *Président.*
M. MUNIER-CHALMAS } *Examinateurs.*
M. GIARD........... }

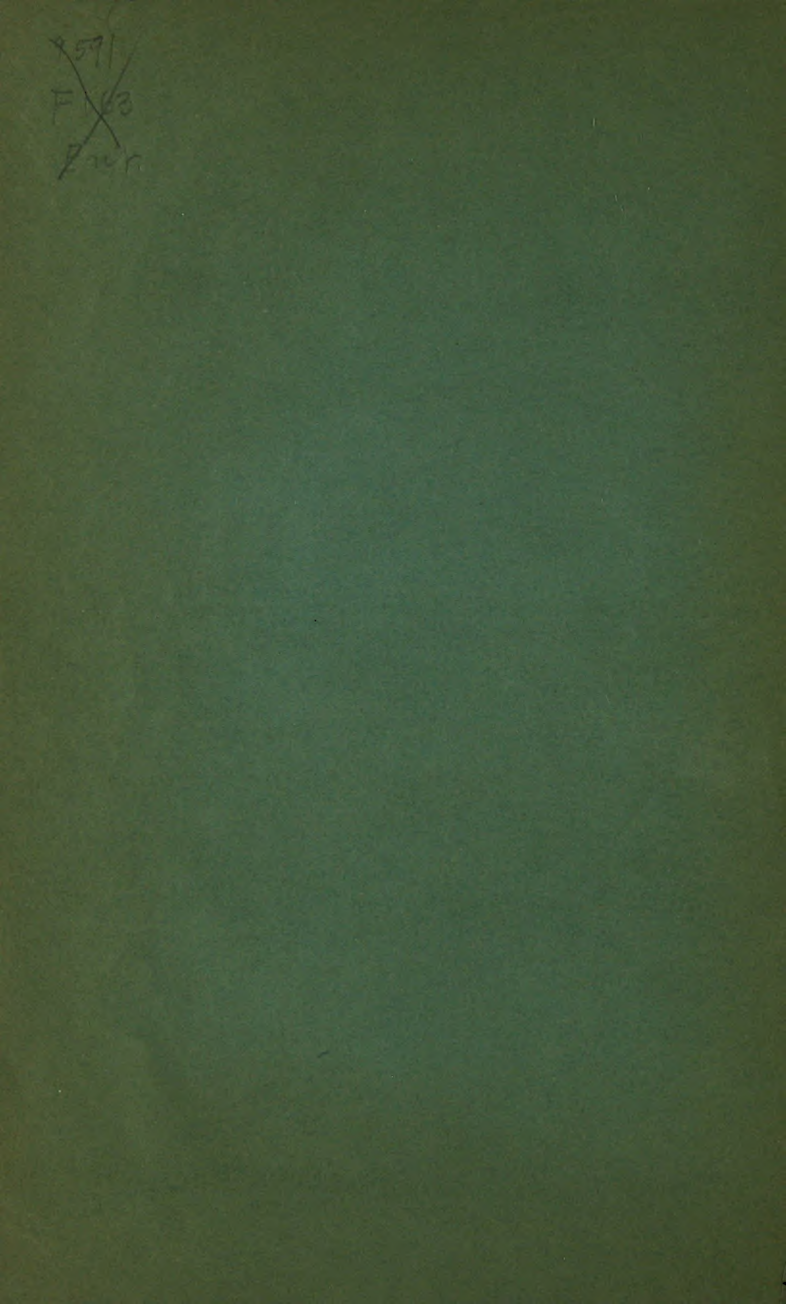
PARIS

ANCIENNE LIBRAIRIE GERMER BAILLÈRE ET Cie

FÉLIX ALCAN, ÉDITEUR

108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108

1894



Série A, N° 222
N° d'ordre 836

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

ALFRED BINET

Directeur-adjoint du laboratoire de psychologie physiologique
des Hautes-Études (à la Sorbonne).

1re THÈSE. — Contribution a l'étude du Système nerveux sous-intestinal des Insectes.

2e THÈSE. — Questions proposées par la Faculté.

Soutenues le 24 Décembre 1894, devant la Commission d'examen.

M. BONNIER, *Président.*
M. MUNIER-CHALMAS } *Examinateurs.*
M. GIARD........... }

PARIS
ANCIENNE LIBRAIRIE GERMER BAILLÈRE ET C
FÉLIX ALCAN, ÉDITEUR
108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108

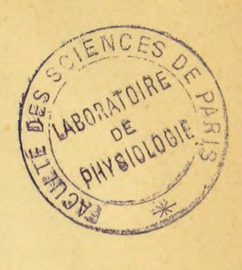
1894

A

ACADÉMIE DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

	MM.	
Doyen	G. DARBOUX, Professeur.	Géométrie supérieure.
Professeurs honoraires.	PASTEUR.	
	~~DUCHARTRE~~.	
Professeurs	DE LACAZE-DUTHIERS	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	HERMITE	Algèbre supérieure.
	TROOST	Chimie.
	FRIEDEL	Chimie organique.
	TISSERAND	Astronomie.
	LIPPMANN	Physique.
	HAUTEFEUILLE	Minéralogie.
	BOUTY	Physique.
	APPELL	Mécanique rationnelle.
	DUCLAUX	Chimie biologique.
	BOUSSINESQ	Mécanique physique et expérimentale.
	PICARD	Calcul différentiel et calcul intégral.
	POINCARÉ	Calcul des probabilités, Physique mathématique.
	YVES DELAGE	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	BONNIER	Botanique.
	DASTRE	Physiologie.
	DITTE	Chimie.
	MUNIER-CHALMAS	Géologie.
	GIARD	Évolution des êtres organisés.
	WOLF	Astronomie.
Professeurs adjoints	CHATIN	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	JOLY	Chimie.
	PELLAT	Physique.
Secrétaire	FOUSSEREAU	



A

M. E. G. BALBIANI

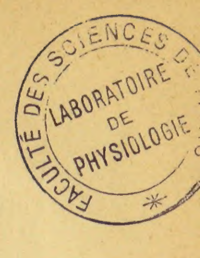
PROFESSEUR AU COLLÈGE DE FRANCE

ET A

M. F. HENNEGUY

PRÉPARATEUR AU COLLÈGE DE FRANCE

Souvenir de vive reconnaissance.





PREMIÈRE THÈSE

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DU

SYSTÈME NERVEUX SOUS-INTESTINAL

DES INSECTES

INTRODUCTION

I

HISTORIQUE

Nous nous sommes proposé comme but, dans ce travail, de faire l'étude de la chaîne ganglionnaire ventrale des Insectes, au triple point de vue de l'histologie, de l'anatomie microscopique et de la physiologie.

Jusqu'ici, les auteurs qui ont étudié, avec les procédés de la technique moderne, et spécialement à l'aide de coupes en série, le système nerveux des Insectes, ont porté de préférence leurs investigations sur les ganglions cérébroïdes, c'est-à-dire sur la masse nerveuse sus-œsophagienne qui, donnant naissance aux nerfs de la sensibilité spéciale, a reçu pour cette raison le nom de cerveau; il suffit de consulter les beaux travaux de Dietl, Flögel, Berger, Bellonci, Viallanes, pour voir avec quel soin on a décrit les lobes de substance ponctuée et les différents organes qui sont situés dans les ganglions cérébroïdes. Les ganglions de la chaîne, au contraire, ont été presque complètement négligés; on ne connaît jusqu'ici que leur topographie externe, et c'est pour ce motif que nous avons cru utile de choisir ces ganglions comme sujet de notre étude.

Afin d'avoir des termes de comparaison, nous avons également examiné les ganglions ventraux de quelques Crustacés et de quelques Vers; mais nous n'insisterons pas ici sur les résultats de ces recherches, dont nous parlerons seulement dans la mesure que nous croyons nécessaire pour éclairer notre étude sur les Insectes.

Commençons par énumérer sommairement les principaux travaux qui ont été publiés sur l'anatomie microscopique et l'histologie du système nerveux des Arthropodes[1].

Pour mettre un peu d'ordre dans cet historique, il faut indiquer quelles sont les principales questions qui ont été l'objet de recherches. On s'est d'abord préoccupé de connaître la nature histologique des éléments nerveux, des cellules et des fibres. Pour les cellules, on a étudié leur membrane d'enveloppe et la structure de leur protoplasma; la question s'est posée, de très bonne heure, de savoir si le protoplasma de la cellule nerveuse est constitué par une substance homogène, ou s'il contient une structure fibrillaire. On a également recherché, en ce qui concerne les tubes nerveux, s'ils sont remplis d'une substance homogène, ou s'ils contiennent un faisceau central de fibrilles, ou des fibrilles dispersées; sur cette structure, on a fait différentes hyposthèes, que nous indiquerons plus loin.

Cette même étude histologique comprend les rapports qui existent entre le prolongement cellulaire et le corps de la cellule; on a soutenu diverses opinions; beaucoup d'auteurs qui admettent une structure fibrillaire de la cellule et du tube nerveux ont admis également que ce sont les mêmes fibrilles qui s'épanouissent dans le globe cellulaire et se réunissent parallèlement dans le tube nerveux, pour constituer un faisceau. Quelques observateurs ont recherché s'il n'existait point une relation entre les fibrilles du tube nerveux et le noyau, voire les nucléoles, de la cellule.

On a suivi le prolongement cellulaire dans son trajet intra-ganglionnaire pour savoir s'il se dichotomise ou se ramifie, et pour connaître surtout le point auquel il aboutit; on voit souvent, dans les préparations, les fibres nerveuses se perdre dans cette substance complexe qui occupe la région centrale des ganglions nerveux d'Arthropodes, et qui porte le nom de substance ponctuée; on s'est

1. Des bibliographies complètes, relatives au système nerveux des Invertébrés, ont été faites par Solbrig (1872), Hermann (1875), Schultze (1879), Vignal (1883), Freud (1882), Nansen (1887) et Retzius (1890).

demandé si le prolongement cellulaire se termine dans cette substance par des extrémités libres, ou s'il s'anastomose avec les fibrilles émanées d'une autre cellule; enfin, on a recherché si une fibre nerveuse qui émane directement d'une cellule se continue dans un nerf périphérique : autant de questions qui ont soulevé et soulèvent encore des controverses.

Tout ce qui précède constitue ce qu'on peut appeler, dans le sens étroit et spécial des termes, l'histologie du système nerveux des Arthropodes. D'autres études sont venues compléter les précédentes; ce sont des études d'anatomie microscopique, qui ont pour but la description des organes contenus dans les ganglions, le trajet des nerfs dans ces ganglions, et le groupement des cellules. Ces recherches d'anatomie microscopique n'ont jamais pris autant d'extension que celles d'histologie; elles n'ont guère été faites jusqu'ici que sur les Vers, et quelques Crustacés; en ce qui concerne les Insectes, on n'a fait l'anatomie que de leur cerveau; l'examen des ganglions de la chaîne ventrale reste à faire.

Il résulte de ces quelques indications sommaires que nous pouvons, en retraçant l'historique de nos recherches, le diviser en deux parties bien distinctes : l'une portera le nom d'histologie, l'autre celui d'anatomie microscopique.

I. *Histologie.* — Laissant de côté les travaux d'Ehrenberg, Helmholtz, et quelques autres auteurs de la même époque, nous ferons commencer avec Remak l'étude histologique du système nerveux des Invertébrés [1].

Traduisons quelques citations de son travail; il a eu pour objet les tubes nerveux des connectifs de la chaîne ganglionnaire chez l'*Astacus fluviatilis* et l'*Astacus marinus*.

« Les plus grosses fibres primitives non ramifiées du cordon ventral de l'Écrevisse, dit-il, sont, ainsi qu'Ehrenberg l'avait figuré, et que cela a été confirmé par Hanover, des cylindres creux à mince paroi. Elles mesurent chez l'Écrevisse fluviatile 1/50e à 1/30e de ligne de diamètre.

« On y distingue deux minces enveloppes entre lesquelles il y a des noyaux granuleux. Au centre même de la cavité du cylindre, qui est transparente comme de l'eau, apparaît à l'état frais un cordon onduleux de fibres délicates formant le quart du diamètre

1. Remak, Ueber den Inhalt der Nervenprimitivrohren, *Müller's Arch.*, 1843, p. 197.

du tube. A un grossissement de 250 diamètres, on voit que ce sont des fibres lisses, parallèles, sans ramifications ou anastomoses appréciables, avec une épaisseur de 0,0005 de ligne. Un même faisceau renferme cent et plus de ces fibres.

« Quand le tube a été blessé, on aperçoit tout le faisceau formant des courbures, les filaments conservant leur disposition parallèle. Sur d'autres blessures du tube, les fibres du faisceau s'écartent les unes des autres, et en même temps plusieurs se brisent. Sous l'influence d'une pression ou de l'eau, les faisceaux se décomposent en une masse nuageuse, raison pour laquelle Ehrenberg décrit ces grosses fibres comme contenant de la moelle, et Hanover indique que le contenu du tube est finement granuleux et comme nuageux. Sur des coupes transversales, on voit le faisceau sortir de la lumière du tube en faisant des courbures, sans que le diamètre du tube se modifie. Il arrive plus souvent qu'on blesse la paroi du tube, cas dans lequel tout le faisceau sort par la fente latérale. Pendant l'issue du faisceau, les fibres se décomposent en petits bâtonnets, ce qui arrive souvent dans l'eau. Le meilleur liquide à employer est une goutte de sang d'Écrevisse. Il ne faut pas se laisser tromper par les faisceaux du tissu conjonctif onduleux qui est disposé entre les tubes nerveux. Sur des tubes plus fins du cordon ventral, ceux qui ont moins de 1 centième de ligne, je n'ai point aperçu de filament central. Ils sont clairs comme de l'eau, ou granuleux, ce qui indique un reste de fibre longitudinale détruite. Le liquide qui remplit l'espace entre la paroi et le faisceau central est transparent, incolore, avec des globules qui résultent probablement d'une coagulation. Ces mêmes globules se voient aussi dans l'intérieur des tubes dont ils recouvrent la paroi interne comme une mosaïque. Ils sont plus abondants dans les tubes ne contenant pas de faisceau central. Je ne puis décider de savoir si le faisceau central correspond aux cylindres-axes des Vertébrés, ou si c'est une formation spéciale, un quatrième élément du tube nerveux de l'Écrevisse. Les tubes avec les faisceaux centraux traversent les masses grises de la moelle ventrale, entre les cellules ganglionnaires, mais je n'ai pas pu saisir leurs connexions avec ces éléments. J'ai vu des filets plus fins sortir des cellules, auxquelles ils donnaient la forme de massues ; le contenu finement granuleux entourant le noyau clair se continuait directement avec le contenu granuleux des tubes. D'autres cellules ne montraient pas de prolongement. »

L'année suivante, en 1844, Remak publie un second Mémoire, accompagné de figures, où il décrit dans l'intérieur de la cellule nerveuse chez l'Écrevisse une substance punctiforme qui prend, surtout autour du noyau, un aspect fibrillaire [1].

Will a publié à la même époque une étude sur le système nerveux d'un grand nombre d'Invertébrés. Il a examiné le névrilème, les cellules nerveuses, dont le contenu lui paraît, à l'état frais, clair et transparent, sauf chez l'*Helix pomatia*, où elles présentent une striation concentrique foncée.

Faivre [2] admet que le contenu des tubes nerveux est granuleux. « Un tube de sangsue, dit-il, se compose de deux parties, l'enveloppe et le contenu. L'enveloppe est anhiste, sans structure appréciable, sans noyaux — le contenu des tubes est formé par une substance finement granuleuse, et d'une consistance molle, même à l'état frais. » Avec de forts grossissements, on constate que cette substance consiste en très petits granules agglutinés par une sorte de substance intermédiaire amorphe. Le contenu des cellules serait granuleux, demi-fluide.

Haeckel, dans sa thèse inaugurale [3], étudie les éléments nerveux de l'Écrevisse; il admet que les cellules nerveuses des ganglions chez cet animal sont semblables à celles des ganglions sympathiques des Vertébrés; il pense que les tubes nerveux contiennent une substance visqueuse, transparente, et que les cellules sont en rapport avec ces tubes nerveux.

Owsjannikow [4], qui a étudié l'histologie des centres nerveux chez le Homard, l'Écrevisse et la Langouste, observe que le contenu des tubes nerveux est liquide et homogène, et que les fibrilles apparaissent seulement lorsqu'on fait agir un peu d'eau sur l'élément; il pense que cette apparence fibrillaire est une production *post-mortem*. Les vues de cet auteur sur le noyau de la cellule et sur les prolongements lui sont toutes personnelles. Pour montrer le caractère absolument systématique de ses idées, nous rappellerons que suivant son opinion les petites cellules multipolaires, qu'il considère comme sensitives, ont quatre prolongements, l'un se dirigeant

1. Remak, Neurologische Erläuterungen, *Müller's Arch.*, 1844, p. 468.
2. Faivre, Etude sur l'histologie comparée du système nerveux de quelques Annélides, *Th. de doct.*, Faculté des sciences de Paris, 1856.
3. Haeckel, Ueber die Gewebe des Flusskrebses, *Arch. f. Anat. u. Phys.*, 1857, p. 469.
4. Owsjannikow, Recherches sur la structure intime du système nerveux des Crustacés, *Ann. des sc. nat.*, 4e série, t. XV, p. 129, 1861.

vers le cerveau, le second vers le côté opposé pour s'y réunir à une cellule de la même espèce, et les autres se rendent aux racines pour former les nerfs périphériques. Un coup d'œil jeté sur les planches qui accompagnent son travail fait naître les doutes les plus sérieux sur l'exactitude de ses observations. Il a représenté, dans une de ses figures (fig. 7) plus de seize cellules qu'il appelle multipolaires, et qui nous paraissent être tout simplement des cellules mal fixées, dont le protoplasma, en se rétractant, a quitté d'une manière irrégulière la membrane d'enveloppe. Cet auteur dit encore que les nerfs périphériques proviennent des cellules, et que chaque ganglion présente trois commissures transversales unissant les cellules de droite aux cellules de gauche. L'examen de ses planches, nous le répétons, montre que ce n'est là qu'une vue de l'esprit. Si le fait est plus tard reconnu exact, Owsjannikow ne peut être considéré comme l'ayant démontré.

Le même auteur dit avoir vu dans quelques préparations la substance du noyau se prolonger en forme de lignes grêles et claires dans l'une des fibres de la cellule. Tout cela nous paraît contestable. Owsjannikow a cependant fait quelques observations justes. Citons-en une : il décrit, au milieu d'une coupe de ganglion abdominal, deux espaces arrondis, limités, qui, vus à l'aide d'un grossissement moyen, ressemblent à une masse finement granuleuse. En examinant cette portion à l'aide d'un grossissement considérable, on reconnaît, dit-il, qu'elle est composée de fibres minces, coupées transversalement. Ce sont des fibres qui appartiennent principalement aux petites cellules.

Nous décrirons nous-même cette région chez les Insectes sous le nom de *colonne ventrale.*

Pour Buchholz[1], les prolongements cellulaires et les fibres nerveuses sont des rubans de substance homogène, sans aucune enveloppe; ce sont, à proprement parler, des cylindres-axes nus. Quant au protoplasma des cellules, il y trouve deux substances, dont l'une peut s'exsuder, par pression, sous la forme de perles hyalines. Les cellules seules, d'après cet auteur, sont l'origine des tubes nerveux; il n'y a point de cellules apolaires, et le prolongement cellulaire ne prend point son origine dans le noyau. Le prolongement, en pénétrant dans la substance ponctuée, se ramifie, et

1. Buchholz, Bemerkungen über den hist. Bau des Central-Nervensystems d. Süsswassermollusken, *Müller's Arch.*, 1863, p. 234-264.

se subdivise en un grand nombre de fibrilles. Ces fibrilles sont séparées les unes des autres, dit Buchholz, par une certaine quantité de liquide séreux, qui, dans les préparations, a l'apparence d'une substance finement granulée, apparence qui serait artificielle, et produite par une destruction partielle de la substance nerveuse. Quant au rôle de cette substance ponctuée, il ne consisterait pas à former des fibres nerveuses (suivant l'hypothèse de Leydig), mais à produire une correspondance entre les cellules nerveuses, lesquelles n'ont jamais une connexion directe.

Les importants travaux de Leydig[1] font époque dans l'étude de la structure du système nerveux chez les Invertébrés. Il a d'abord, comme ses devanciers, étudié l'histologie de la cellule et de la fibre; il a admis, dans une certaine mesure seulement, une structure fibrillaire du nerf et il a vu dans certaines cellules, notamment chez les Gastéropodes, des fibrilles disposées concentriquement dans le protoplasma, tout autour du noyau. Mais ce n'est pas sur ces points qu'il a apporté le plus de lumière et qu'il a changé l'orientation des idées; c'est par ses descriptions de la *substance ponctuée*. Il a décrit cette substance comme une « netzförmig gestricktes Gewirr feinster Fäserchen » — c'est-à-dire : un fouillis de très fines fibrilles constituant un réseau; cette substance ponctuée formerait une étape entre les prolongements des cellules et les nerfs périphériques; d'une part, en effet, la substance ponctuée recevrait ces prolongements, et, d'autre part, elle donnerait naissance aux nerfs périphériques, qui se construiraient dans sa masse. « Es erleidet, dit-il, nach dem was Ich sehe, gar keinen Zweifel, dass erst aus dieser centralen Punktsubstanz die Anfänge der Nervenfasern sich hervorbilden. »

Cependant Leydig a noté que dans quelques cas assez rares, chez les Gastéropodes, on voit le nerf périphérique prendre directement naissance dans la cellule nerveuse. « Es kommen auch in den Nervencentren der Wirbellosen einzelne, bestimmt gelagerte Ganglienkugeln vor, deren Fortsätze, ohne Vermittelung von eingeschobener Punktsubstanz geraden Wegs als Nervenfasern weitergehen. » Cette description sommaire a contenté beaucoup d'auteurs, qui n'ont pas cru à propos de s'engager plus avant dans ce difficile sujet.

Leydig a vu que la substance ponctuée présente des aspects nom-

1. Leydig, Ueber das Nervensystem der Anneliden, *Reichert und Du Bois-Reymond's Arch.*, 1862, p. 90.

breux, et parmi ces aspects, il a décrit « eine Punktsubstanz von netz-oder geflechtartig gestricktem Character », qui occupe le milieu des ganglions; et c'est au centre de cette masse que les prolongements cellulaires se résolvent en fibrilles et que les nerfs périphériques se construisent.

En 1863, paraissent deux mémoires, de Walter[1] et de Waldeyer. Walter a étudié le système nerveux de l'*Hirudo medicinalis*, du *Lumbricus agricola*, de la *Scolopendra electrica*, de l'*Astacus fluviatilis*, et du *Limnaeus stagnalis*. Nous ne parlerons que de ses études sur l'Écrevisse. Il y a distingué cinq espèces de cellules nerveuses : 1° de grosses cellules unipolaires, à noyau peu visible, à nucléoles très réfringents; le protoplasma contient des granulations qui sont arrangées concentriquement autour du noyau; 2° de petites cellules unipolaires, avec noyau volumineux et un seul nucléole, peu visible; le protoplasma est dépourvu de granulations; 3° des cellules multipolaires; 4° des corpuscules nucléés avec prolongement filiforme; 5° des cellules sans prolongement et complètement libres.

Faut-il ajouter que Walter, cherchant à deviner la fonction de ces éléments par leur répartition dans les ganglions, a admis que les petites cellules unipolaires sont motrices, que les corpuscules nucléés sont des éléments sensitifs, que les grosses cellules unipolaires sont sympathiques et les multipolaires réflexes? Reproduire ces assertions, c'est les juger.

Le Mémoire de Waldeyer[2] touche à un grand nombre de points; même en nous bornant à ce qui concerne les Insectes et les Crustacés, nous devons nous en tenir à l'essentiel. Il a critiqué les distinctions faites par Walter entre les cellules nerveuses des Crustacés; il croit que les deux premières espèces de cellules sont seules nerveuses. Dans les grosses cellules unipolaires, il n'a point vu une striation concentrique du protoplasma autour du noyau, il constate seulement que le protoplasma est un peu granuleux. Sur l'origine des nerfs, il a une hypothèse personnelle; il pense que le prolongement émis par une cellule unipolaire s'anastomose avec un de ceux des petites cellules multipolaires, et que les fibres nerveuses

1. Walter, Mikroscopische Studien über das Central-ystem wirbelloser Thiere, Bonn, 1863.

2. Waldeyer, Untersuch. über d. Ursprung und Verlauf des Axencylinders bei Wirbellosen und Wirbelthieren, *Zeitschr. für rat. Med.*, Bd. XX, 1863, p. 193.

proviennent de ces prolongements. Pour lui, la substance ponctuée aurait son origine dans les divisions des prolongements cellulaires.

Yung publie en 1878 une thèse sur la structure des centres nerveux des Crustacés Décapodes. Son travail contient une partie histologique et aussi une partie physiologique. Il considère les tubes nerveux des Crustacés comme remplis d'une substance visqueuse, claire et homogène, et il met en doute le faisceau de fibrilles que Remak a signalé au centre des gros tubes. Ces tubes lui paraissent se dichotomiser au point de départ des nerfs périphériques. Les cellules sont apolaires, monopolaires, bipolaires; elles ont une enveloppe fine, sans noyau, un contenu homogène, sans striation concentrique, et un noyau qui renferme plusieurs nucléoles. L'absence de myéline et de cylindre-axe différencié dans les tubes nerveux des Crustacés, la forme et la composition des cellules, rapprochent ces éléments de ceux du système grand sympathique chez les Vertébrés; ils n'en diffèrent que par leurs grandes dimensions.

Hans Schultze a publié en 1879 un travail très estimé [1], dans lequel l'auteur a recouru à une technique supérieure à celle de beaucoup de ses devanciers. Hans Schultze est un de ceux qui ont le mieux mis en lumière la structure fibrillaire de la cellule nerveuse. Il a montré, à la suite de ses recherches sur la Sangsue, le Lombric et quelques Mollusques, que le protoplasma des cellules, de même que leur prolongement cellulaire, de même encore que le contenu des tubes nerveux, est constitué par deux substances; l'une de ces substances consiste en « *Primitivfibrillen* », fibrilles qui sont noyées, qui nagent en quelque sorte au milieu d'une autre substance liquide, réfractant la lumière; à cette seconde substance, Schultze donne, comme l'ont fait de précédents auteurs, le nom d'*Interfibrillär-Substanz* (substance interfibrillaire). C'est l'action des réactifs qui transformerait en granulations cette substance.

Hermann [2] a publié en 1875 un travail sur le système nerveux de la Sangsue, travail devenu classique. Il décrit la substance ponctuée, ou masse centrale des ganglions, comme étant formée par des fibrilles dispersées dans une substance visqueuse et granuleuse, qu'il appelle *Zwischensubstanz*. Ces fibrilles ont des points de

1. H. Schultze, Die fibrilläre Structur der Nervenelemente bei Wirbellosen, *Archiv. für mikros. Anat.*, 1879, Bd. XVI, p. 57.

2. E. Hermann, Das Central-Nervensystem von Hirudo medicinalis, München, 1875.

jonction, *Knotenpunkte*, mais pas de manière à former un véritable réseau. Cette masse centrale est séparée de la partie corticale cellulaire par une capsule conjonctive, *innere Kapsel*, qui, en outre, divise et sépare les cellules nerveuses en plusieurs groupes ou lobules.

Vignal publie en 1883 [1] des recherches histologiques sur les centres nerveux de quelques Invertébrés. Après un historique développé, il étudie les tubes nerveux des connectifs, des commissures et des nerfs, les cellules nerveuses et le système sympathique de quelques Crustacés (Homard, Langouste, Palémon, Écrevisse, Crabe-Araignée, Tourteau); il a même fait quelques coupes à travers les ganglions abdominaux du Homard pour en connaître l'organisation, mais il ne s'y est point arrêté. Comme on peut l'avoir remarqué déjà, les auteurs n'ont presque jamais décrit jusqu'ici l'anatomie microscopique du système nerveux sous-intestinal des Arthropodes. Vignal admet que les cellules des ganglions cérébroïdes, thoraciques et abdominaux sont presque toutes unipolaires et renferment des fibrilles très fines, disposées concentriquement autour du noyau, qui apparaissent spécialement sous l'influence de l'acide osmique. Les fibres nerveuses ont une paroi propre, présentent un contour simple ou double, suivant leur volume qui est très variable. A la surface ou dans l'intérieur de la paroi se trouvent des noyaux ovalaires allongés. La substance des tubes nerveux contient des fibrilles en faisceau ou des fibrilles dispersées.

Vignal a vu que les fibres nerveuses se divisent dichotomiquement, division qui avait été niée par d'anciens auteurs, notamment par Helmholtz; les fibres nerveuses émettent en outre des fibres plus petites qu'elles. Quant aux relations entre les cellules et les nerfs périphériques, Vignal les résume ainsi : « Le centre des ganglions est formé par des fibres nerveuses d'un côté, des prolongements cellulaires de l'autre; ces fibres et ces prolongements se mêlent intimement et forment un plexus d'où partent les nerfs. »

Vignal a étudié également les éléments nerveux des Mollusques et des Vers (Lombric, Sangsue). Il a vu chez les Mollusques et les Hirudinées la striation concentrique des cellules.

Freud [2], qui a fait paraître en 1882 une étude d'histologie sur le

1. W. Vignal, Archives de zoologie expérimentale, série 2, t. I, p. 267, Paris, 1883.
2. Freud, Ueber den Bau der Nervenfasern und Nervenzellen beim Flusskrebs, *Sitzber. der Kais. Akad. Wiss. Wien.*, Bd. LXXXV.

système nerveux de l'Écrevisse, a décrit la structure fibrillaire des cellules nerveuses, structure qu'il a observée à l'état frais dans le sang de l'animal. Il donne la description suivante : on reconnaît, dit-il, dans le protoplasma la présence de fibrilles qui, d'une part, se disposent concentriquement autour du noyau et, d'autre part, convergent dans le prolongement de la cellule unipolaire. Chaque fibrille ne décrit pas un cercle entier, mais seulement un petit arc. Si on en suit une avec attention, on voit qu'elle rencontre, après un court trajet, une autre fibrille; les fibrilles entre elles forment un réseau dont les mailles entourent le noyau de la cellule.

Sur les relations entre le protoplasma de la cellule et le cylindre-axe, il a fait une observation curieuse que nous jugerons plus loin; il a admis que dans certaines cellules, le prolongement cellulaire trace, en rampant à la périphérie de la cellule, un demi-tour circulaire, avant de pénétrer dans l'intérieur même de la cellule : « In manchen Zellen ist ein Uebergangsstück zwischen Zellleib und Nervenfaser nicht vorhanden; die Nervenfaser entspringt in anderer, sehr eigenthümlicher Weise. Dieselbe schmiegt sich nähmlich in Gestalt eines hellen Halbringes der Peripherie der Zelle an, um dann in's Innere des Zellleibes einzutreten [1]. »

Dans ces dernières années, Leydig est revenu sur ses premières vues histologiques, et il a publié un ouvrage [2] où il enseigne que les cellules et fibres nerveuses n'ont point une structure fibrillaire. Ce qu'on a appelé les fibres primitives (Primitivfibrillen) ne seraient que des parties d'une substance spongieuse et de soutien, qu'il appelle *Spongioplasma*; et dans les mailles du reticulum formé par ce Spongioplasma se trouverait une substance liquide, amorphe, qui serait la véritable substance nerveuse, le *Hyaloplasma*.

II. — Il semble que nous devons faire commencer ici une seconde période pour l'étude histologique des éléments nerveux des Invertébrés, période caractérisée par la découverte et l'emploi de plusieurs méthodes nouvelles, la méthode de Golgi, la méthode d'Ehrlich, et en troisième lieu la méthode moins connue de Viallanes.

La première de toutes, en importance, est celle de Golgi, qui a donné des renseignements si nouveaux sur la structure microsco-

1. *Loc. cit.*, p. 26.
2. Leydig, *Zelle und Gewebe*, Bonn, 1885.

pique des centres nerveux. On sait que cette méthode, qui ressemble par plus d'un point à la méthode de Ranvier sur l'imprégnation par le chlorure d'or, consiste dans une imprégnation des cellules nerveuses par l'argent; elle est fondée sur cette propriété que présentent les sels d'argent de se réduire au contact des éléments nerveux. Nous ne rapporterons pas les formules nombreuses données par les auteurs; leur nombre suffit déjà à montrer les difficultés qu'on éprouve à faire pénétrer l'argent dans les ganglions nerveux.

Nous ne pensons pas qu'il soit utile de rappeler en détail, après tous les travaux qui ont paru dans ces dernières années, la conception qui prévaut en ce moment sur la structure du système nerveux des Vertébrés [1]. Le point le plus important est le suivant : les cellules nerveuses émettent des prolongements ramifiés, mais ne s'anastomosent jamais au moyen de ces prolongements.

En 1887, a paru une étude de Nansen [2] sur l'histologie des centres nerveux des Invertébrés. L'étude de Nansen, quoiqu'elle n'ait pas été faite avec les méthodes du bleu de méthylène et du chromate d'argent — l'auteur s'est servi uniquement de fixation avec la liqueur de Flemming — cette étude, disons-nous, porte la trace évidente des idées que l'étude du système nerveux des Vertébrés par les méthodes nouvelles a introduites dans la science. Nansen applique directement aux Invertébrés bilatéraux la distinction histologique de Golgi relative aux nerfs sensitifs et nerfs moteurs; il admet que les nerfs moteurs sont les seuls qui ont leur point de départ ganglionnaire dans une cellule nerveuse; les nerfs sensitifs au contraire aboutiraient dans le ganglion à la substance fibrillaire et s'y perdraient en arborisations très fines; ces arborisations se trouveraient mêlées, au sein de la substance ponctuée, aux arborisations produites par les rameaux latéraux du cylindre-axe moteur, et l'excitation passerait des premières aux secondes sans qu'il y eût nécessité d'une union véritable, c'est-à-dire d'une anastomose. A ce propos, Nansen imagine un schéma de l'action réflexe, qui rend les cellules nerveuses tellement inutiles que pour leur attribuer un rôle quelconque l'auteur leur donne simplement une fonction nutritive.

1. On trouve le résumé des travaux de Golgi et de Ramon y Cajal dans plusieurs livres récents, notamment le traité d'anatomie de Van Gehuchten : *Le système nerveux de l'homme*, Lierre, 1893. Dans la dernière édition de son *Histologie*, Kölliker admet et vérifie un grand nombre d'observations de Ramon y Cajal.

2. F. Nansen, The structure and combination of the Histological Elements of the central nervous system (sans date ni nom d'éditeur).

Biedermann [1] a publié en 1891 un travail d'histologie sur le système nerveux des Invertébrés, qu'il a étudiés au moyen de la méthode d'Ehrlich. Il a étudié la Sangsue médicinale, l'Écrevisse, le Cloporte, etc.; sur l'Ecrevisse, ses observations ont été en petit nombre, car il n'a pas pu se procurer des sujets jeunes dont les ganglions peuvent s'étudier commodément par transparence. Il a décrit et figuré une cellule nerveuse qui donne naissance à un prolongement puissant, lequel se ramifie de la manière la plus riche; et ces rameaux sont aplatis et ont l'aspect de rubans (ramification dendritique). A une certaine distance de la cellule, le prolongement se divise en deux branches, et constitue une ramification en T. Remarquons qu'en terminant ses recherches, cet auteur adopte l'opinion de Golgi sur la distinction des cellules sensitives et motrices.

Ces recherches ont été quelque peu rejetées dans l'ombre par d'autres, plus récentes, de Retzius, pratiquées avec la même méthode. Retzius a fait paraître [2] une étude approfondie sur le système nerveux des Crustacés et des Vers, étude accompagnée de nombreuses figures en couleur, dessinées à une grande échelle. Malgré la difficulté d'analyser en quelques mots ses observations, nous dirons ici quels sont les points principaux qu'il a mis en lumière. Les cellules ganglionnaires des Crustacés sont généralement unipolaires, c'est-à-dire que de leur corps protoplasmique part toujours un prolongement unique; ce prolongement d'origine (*Stammfortsatz*) émet latéralement pendant son trajet des rameaux secondaires (*Nebenfortsätze*) qui se rendent dans la substance ponctuée des ganglions, s'y ramifient d'une manière plus ou moins abondante, et se terminent par de petits rameaux noueux. Ainsi, la terminaison se fait par des extrémités libres, et, conformément à l'opinion de Golgi et de Ramon y Cajal, il n'y a jamais d'anastomoses entre les prolongements de cellules nerveuses; la substance ponctuée est formée par les innombrables rameaux latéraux, qui peuvent se rapprocher les uns des autres, s'entortiller les uns autour des autres, mais ne contractent entre eux aucune union réelle.

Le prolongement d'origine des cellules nerveuses a un trajet tout

1. Biedermann, Ueber den Ursprung und die Endigungsweise der Nerven in den Ganglien wirbelloser Thiere, *Jenaische Zeitsch.*, Bd. XXV, 1891, p. 429.
2. Retzius, *Biologische Untersuchungen*, Stockholm, 1890, 1892, 1893.

différent de celui des rameaux latéraux : il pénètre soit dans les connectifs, soit dans les faisceaux nerveux périphériques.

Retzius n'a décrit qu'un seul type de cellules nerveuses; il n'a pu confirmer l'opinion émise avant lui par Nansen, d'après laquelle il existerait deux genres de cellules nerveuses : les unes qui présenteraient un prolongement d'origine se rendant dans les connectifs et les nerfs périphériques (cellules motrices), les autres donnant lieu à un prolongement qui se perd tout entier, en se ramifiant, dans la substance fibrillaire du ganglion. Retzius n'a pu voir chez les Crustacés que les cellules du premier type.

Dans le sixième et dernier mémoire que Viallanes a publié sur le système nerveux des animaux articulés [1], cet éminent auteur est arrivé à la conclusion suivante, qui est un peu plus compliquée que celle de Retzius : d'abord, il existe des cellules volumineuses, cellules motrices, qui émettent des cylindres-axes centrifuges; ces cylindres-axes, après avoir émis quelques branches latérales dans leur trajet à travers la substance ponctuée, sortent par les nerfs périphériques, dont ils constituent les filets moteurs. Sur ce point, Viallanes confirme Retzius. Il admet en outre que les cylindres-axes centripètes, ou sensitifs, beaucoup plus grêles que les cylindres-axes moteurs, se terminent dans la substance ponctuée par des arborisations très fines, sans pouvoir être suivis jusqu'à des cellules. En troisième lieu, Viallanes admet l'existence de très petites cellules, à protoplasma réduit (*cellules chromatiques* de Saint-Rémy, ou *noyaux ganglionnaires* de Dietl) dont les prolongements cellulaires viennent se perdre dans la substance centrale des ganglions.

Enfin le travail le plus récent que nous citerons est celui de von Lenhossek sur les Vers [2]. Cet auteur, en employant la méthode de Golgi, a fait les observations suivantes : les cellules nerveuses, dont le type le plus commun est le type unipolaire, ont un corps pyriforme, qui s'amincit régulièrement en un cylindre-axe; ce cylindre-axe conserve son individualité, il ne se ramifie pas; mais il émet sur son trajet un très grand nombre de rameaux secondaires qui se ramifient à l'extrême et se terminent par des extrémités libres.

1. Viallanes, Études histologiques et organologiques, etc., *Ann. sc. nat. zool.*, t. XIV, 1893.

2. Lenhossek (von), Usprung, Verlauf und Endigung der sensibeln Nervenfasern bei Lumbricus, *Arch. für mikros. Anat.*, Bd. XXXIX, 1892.

Ces rameaux et ramuscules, en se rapprochant, en s'intriquant, et sans jamais s'anastomoser, forment la substance ponctuée de Leydig. Von Lenhossek donne à ces prolongements le nom de *cylindrodendrites*, pour bien marquer qu'ils partent du cylindre-axe, et par opposition aux *cytodendrites*, ou prolongements des cellules stellaires des Vertébrés. Il donne conséquemment à la substance ponctuée le nom de *zone dendritique*. Les cellules dont le cylindre-axe se prolonge directement dans les nerfs périphériques sont des cellules motrices. D'après l'auteur, il n'existe que des cellules motrices dans le système nerveux du Lombric. Les cellules sensitives ont un siège tout différent; elles sont placées dans le tégument, parmi les cellules épithéliales; il en part des fibres centripètes, qui, une fois arrivées dans la chaîne ventrale, se divisent en Y, donnent une branche ascendante et une branche descendante; ces deux branches, toutes deux longitudinales, se terminent par des pointes.

Tout récemment, M. de Nabias, dans une thèse sur le système nerveux des Mollusques [1], auxquels il a appliqué principalement la méthode de Viallanes (hématoxyline cuivrée), est arrivé à constater que les cellules motrices émettent un cylindre-axe qui se rend directement dans le nerf, tandis que les fibres centripètes, de nature sensitive, se résolvent dans une arborisation terminale. L'auteur a fait cette démonstration en pratiquant des coupes très épaisses et très colorées dans le ganglion asymétrique de l'Aplysie, et il a pu se convaincre que si, dans tant de coupes bien orientées, on ne peut constater pour ainsi dire que par accident l'origine directe, c'est-à-dire cellulaire, des nerfs moteurs, c'est parce que ces nerfs, avant de sortir du ganglion, décrivent des anses qui les font changer de plan suivant les trois directions, et par conséquent il est rare qu'un cylindre-axe se trouve compris pendant tout son trajet intra-ganglionnaire dans le plan d'une seule coupe.

III. *Anatomie microscopique*. — Nous serons plus bref sur l'anatomie microscopique des centres nerveux des Insectes; cette étude date d'une époque relativement récente, et elle n'a été rendue possible que du jour où l'on a appliqué à ces organes la méthode si précise des coupes en série.

1. B. de Nabias, *Recherches histologiques et organologiques sur les centres nerveux des Gastéropodes*, Bordeaux, 1894.

Cependant bien avant cette époque des observateurs ont cherché à comprendre la structure interne des ganglions, soit en faisant des expériences de physiologie, soit en examinant les ganglions *in toto*, après leur avoir fait subir une légère compression ou les avoir éclaircis par la glycérine. Nous rappellerons simplement que Lyonnet, dans ses études sur la chenille du *Cossus ligniperda*, plus tard Treviranus, et en troisième lieu Newport [1], ont cherché à se rendre compte de l'histologie de la chaîne nerveuse des Insectes ; ils ont cru voir dans les connectifs de la chaîne deux colonnes, l'une sensitive, l'autre motrice, distinctes chez les chenilles, surtout quand elles viennent de subir leur dernière mue. Voici comment on peut résumer l'opinion de Newport sur cette question. Les colonnes sensitives, au nombre de deux, occupent la partie inférieure de la chaîne ganglionnaire; elles sont composées de fibres qui, de distance en distance, rencontrent sur leur trajet des masses opaques de substance médullaire ; quelques-unes des fibres passent du côté interne de cette masse, mais la majeure partie passe du côté externe. Les deux colonnes motrices occupent un plan supérieur aux précédentes, dont elles diffèrent principalement en ce qu'elles se composent uniquement de fibres, sans substance médullaire. Certains nerfs qui sont à la fois sensitifs et moteurs sont en relation avec les deux colonnes ; ainsi les nerfs des ailes ont une double racine dont l'une est fournie uniquement par la colonne motrice, et dont l'autre provient en partie de la colonne motrice et en partie de la colonne sensitive. Il faut comprendre que les fibres des deux colonnes sont directement appliquées les unes sur les autres, et on ne parvient à les distinguer que par une ligne longitudinale qui s'étend sur les côtés des connectifs.

Il paraît que Newport est arrivé à faire ces distinctions sans se servir du microscope. Son étude renferme en outre une partie physiologique importante, où il s'est efforcé, par des expériences sur l'Écrevisse, de retrouver sur cet animal la distinction des racines motrices et sensitives, distinction due à la découverte de Bell et Magendie.

Un de ses compatriotes, Carpenter, fit aussi des recherches dans le même sens [2].

1. Newport, On the nervous system of the Sphynx Ligustri, *Philosophical Transactions*, 1832, p. 384.

2. Carpenter, Dissertatio on the physiological interferences, to be deduced from the structure of the nervous systems in the invertebrated class of animals. Edinburgh, 1839.

Si nous laissons de côté ces premiers travaux qui n'ont qu'un intérêt purement historique, nous voyons que la méthode des coupes, qui seule a permis de débrouiller la structure interne des ganglions, a été appliquée d'abord à l'étude des ganglions cérébroïdes. Nous ne parlerons ici que des études faites sur la chaîne ventrale.

En première ligne, il convient de citer le travail de Krieger[1]. On doit à cet auteur une excellente étude sur l'anatomie microscopique des ganglions de l'Écrevisse, étude qui comprend non seulement les cérébroïdes, mais la masse sous-œsophagienne, les ganglions thoraciques et abdominaux. On a pu voir, par le rapide historique qui précède, combien rares sont les auteurs qui se sont occupés de l'organisation interne des ganglions sous-intestinaux, chez les Arthropodes. Nous ne connaissons que deux travaux relatifs à ce sujet : celui de Michels sur les Insectes et celui de Krieger sur les Crustacés; ce dernier est de beaucoup le plus complet des deux. Il serait inutile de résumer en entier le travail de Krieger, parce que les détails de topographie ont besoin de descriptions minutieuses et de figures pour être compris. Nous devons nous borner, pour donner une idée de l'ensemble, à décrire d'après Krieger un ganglion abdominal.

Les ganglions abdominaux de l'Écrevisse sont au nombre de 6 ; chacun émet trois paires de nerfs; la paire la plus antérieure, qui est en relation avec les pattes natatoires de l'abdomen, pénètre dans le ganglion vers le quart de sa hauteur; la seconde paire, destinée aux muscles de l'abdomen, pénètre vers la moitié de la hauteur du ganglion; la troisième paire nerveuse ne pénètre pas dans le ganglion, mais dans les commissures, à un millimètre en arrière. Chacune des deux premières paires de nerfs se rend à une masse distincte de substance ponctuée. Il existe dans l'intérieur du ganglion abdominal deux masses de substance ponctuée qui sont placées l'une derrière l'autre. La première de ces masses est constituée par deux lobes elliptiques, qui sont réunis entre eux par un pont et par une commissure filamenteuse. La seconde masse, plus petite, est également double; elle est formée de deux lobes arrondis, placés symétriquement à droite et à gauche, et réunis par une commissure courte et large. C'est dans l'espace compris

1. Krieger, Ueber das Central Nervensystem des Flusskrebses, *Zeitschrift für wiss. Zool.*, Bd. XXXIII, 1880, p. 527.

entre ces deux masses de substance ponctuée que se trouvent les plus grosses cellules des ganglions; ce sont aussi les plus grosses cellules du système nerveux tout entier. Les petites cellules, qui occupent la ligne médiane du ganglion (ligne médiane antéro-postérieure), unissent leurs prolongements et les envoient, obliquement, dans la substance de la première masse ponctuée. Les cellules volumineuses envoient perpendiculairement leurs prolongements vers la région dorsale du ganglion; arrivés à ce niveau, les prolongements s'infléchissent et passent dans l'autre moitié du ganglion, où on les voit se perdre dans les masses ponctuées. Ces masses reçoivent également des nerfs provenant des connectifs. Les nerfs périphériques de la première et de la seconde paire présentent chacun, en pénétrant dans le ganglion, deux racines; l'une de ces racines, la plus inférieure, se rend dans la substance ponctuée; la seconde se rend dans les fibres connectives provenant du ganglion antérieur. Pour la troisième paire de nerfs, l'auteur n'a pas pu saisir son origine.

De belles figures schématiques en couleur permettent d'avoir une idée d'ensemble sur l'organisation des ganglions.

Michels [1] a publié en 1880 une étude d'anatomie et d'histologie sur le système nerveux de l'*Oryctes nasicornis*, à l'état de larve, de pupe et d'Insecte parfait. Il considère la substance ponctuée comme une substance fibrillaire et non une « molekulare Punktmasse ». Il a pu suivre, et il a figuré, les prolongements fibrillaires des groupes de cellules; il a vu qu'un groupe de cellules appartenant par exemple à la moitié droite du ganglion envoie des prolongements qui traversent la substance ponctuée de droite à gauche et sortent par le nerf périphérique du côté gauche. Les nerfs des connectifs s'unissent en partie avec ces prolongements pour constituer les nerfs périphériques.

Nous ne connaissons jusqu'ici aucune autre étude d'anatomie microscopique sur les ganglions sous-intestinaux des Arthropodes [2].

Les cérébroïdes ont été étudiés par Dietl [3], Flögel [4], Berger [5],

1. Michels, *Zeitschrift für wiss. Zool.*, Bd. XXIV, 1880.

2. Différents auteurs ont publié des figures de coupes isolées, mais non des séries méthodiques.

3. Die Organisation des Arthropodengehirns. *Zeit. für wiss. Zoologie*, XXVII, 1876.

4. Über den einheitlichen Bau des Gehirns in den verschidenen Insecten-Ordnungen. *Zeitsch. für wiss. Zool.*, XXX, supp., 1878.

5. Untersuchungen über den Bau des Gehirns der Arthropoden, *Arb. aus. dem zool. Inst. zu Wien*, I, 1878.

Bellonci[1], Saint-Remy[2], Viallanes[3]. Ce dernier auteur, après dix ans de recherches ardues, a résumé de la manière suivante ses principales conclusions :

« *Organisation du cerveau des Insectes.* — Chez les Insectes, le cerveau est formé de trois segments répondant aux trois premiers zoonites céphaliques. Le premier segment, ou *protocérébron*, innerve les yeux, c'est le siège des perceptions visuelles et c'est aussi en lui que résident les centres psychiques. Le deuxième segment, ou *deutocérébron*, innerve les antennes; il est le siège des perceptions olfactives. Le troisième segment, ou *tritocérébron*, innerve le labre et les parties initiales du tube digestif; en lui réside le centre des perceptions gustatives.

« Avant d'entrer dans plus de détails sur la constitution des segments cérébraux, disons que les deux premiers sont entièrement pré-œsophagiens; c'est-à-dire que les commissures qui réunissent leurs parties symétriques sont situées en avant de l'œsophage. Il n'en est point de même pour le troisième segment; ici toutes les fibres commissurales passent en arrière de l'œsophage, où elles constituent la commissure connue sous le nom de *commissure transverse de l'anneau œsophagien.*

« Le protocérébron se compose d'une paire de masses latérales désignées sous le nom de ganglions optiques et d'une masse moyenne intermédiaire. Les ganglions optiques ont une constitution des plus remarquables et des plus constantes; ils sont formés par une série de trois masses ganglionnaires unies l'une à l'autre par des fibres entrecroisées. La masse protocérébrale moyenne est formée d'une paire de lobes intimement soudés, englobant dans leur intérieur : 1° les corps pédonculés qui sont le siège des fonctions psychiques; 2° le corps central, organe où convergent des fibres

1. Morphologia del sistema nervoso centrale della Squilla Mantis, *Ann. d. Mus. civ. di Genova*, XII, 1878; Sistema nervoso ed organi de sensi dello Sphaeroma serratum, *Reale acad. de Lincei*, 1881; Nuove Ricerche sulla struttura del ganglio ottico della Squilla Mantis, *Ac. delle scienze di Bologna*, 1882. Intorno al ganglio ottico degli Arthropodi superiori, *Intern. Monatschrift*, III, 1886.

2. Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates, *Arch. de zool. exp.*, 2e série, V bis, supp. 1887.

3. Etudes sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés (5 mémoires), *Ann. des sciences naturelles (zoologie)*, 1885-1887. Etudes histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés (6e mémoire), *Ann. des sc. nat. (zoologie)*, 1893. Recherches anatomiques et physiologiques sur l'œil composé des Crustacés et des Insectes; *Ann. des sc. nat.*, 1892, p. 356.

venant de tous les points du cerveau; 3° le pont des lobes protocérébraux, partie découverte par moi et de signification encore inconnue.

« Le deutocérébron se compose d'une partie dorsale dont la structure n'a rien de particulier et de deux lobes olfactifs hautement différenciés en vue de leurs fonctions spéciales et caractérisés surtout par la présence d'organes connus sous le nom de glomérules olfactifs. Les lobes olfactifs, d'où les fibres sensitives du nerf antennaire tirent leur origine, sont unis aux ganglions optiques et aux corps pédonculés par des fibres croisées sur la ligne médiane ; cette connexion absolument constante semble être liée à des nécessités physiologiques. En outre des nerfs des antennes, le deutocérébron donne naissance à une paire de nerfs tégumentaires et à une paire de racines destinées au système nerveux viscéral.

« Le tritocérébron est représenté chez l'Insecte seulement par une paire de masses ganglionnaires que nous désignerons sous le nom de ganglions œsophagiens, ceux-ci sont écartés de la ligne médiane et reliés l'un à l'autre en arrière de l'œsophage par la commissure transverse de l'anneau œsophagien. Chacun des ganglions œsophagiens donne naissance par un tronc commun à un nerf destiné au labre et à une racine du système nerveux viscéral.

« Chez les Insectes, le système nerveux viscéral se compose : 1° d'une série de trois ganglions médians reliés les uns aux autres et dont le premier, connu sous le nom de « ganglion frontal », s'unit aux ganglions œsophagiens par une paire de racines souvent dédoublées; 2° d'une paire de ganglions latéraux. Chacun de ces derniers s'unit, d'une part, à l'un des ganglions médians, d'autre part, au deutocérébron par une racine nerveuse déjà mentionnée. »

II

TECHNIQUE

Tous les Insectes, et de même tous les Arthropodes, ne sont pas également favorables aux études microscopiques. Il est quelques types dont les ganglions nerveux ne se fixent pas d'une manière certaine et satisfaisante. Nous citerons en premier lieu le Dytique, genre qui se recommande par sa grande taille et son abondance en

toute saison; nous ne sommes jamais parvenu à avoir de bonnes fixations d'un ganglion thoracique ou abdominal de Dytique, même en faisant agir l'agent fixateur sur le ganglion vivant et mis à nu; nous attribuons notre insuccès à cette circonstance que le ganglion nerveux chez le Dytique est entouré et protégé par une membrane conjonctive relativement très épaisse, et que cette membrane oppose un obstacle au liquide fixateur; ce dernier, en pénétrant dans l'intérieur du ganglion, trouve les cellules déjà altérées. Même difficulté, en ce qui concerne certains Crustacés; on obtient de bonnes fixations avec l'Ecrevisse, parce que la membrane d'enveloppe du ganglion est assez fine; au contraire, il en est tout différemment pour le Homard; ici, membrane épaisse, très résistante; et les cellules nerveuses du ganglion, après qu'on a fixé celui-ci, présentent une curieuse structure alvéolaire, qui paraît être une altération cadavérique. Il est de fait que si on prend la précaution de fendre le ganglion dans le sens de sa longueur, au moyen d'un coup de scalpel, avant de l'immerger dans le liquide fixateur, on obtient des cellules nerveuses qui ne présentent pas au même degré la pseudo-structure alvéolaire que nous signalons.

D'une manière générale, on peut remarquer que les ganglions sous-intestinaux sont protégés par une enveloppe beaucoup plus épaisse que celle des ganglions cérébroïdes, et que par conséquent ils sont beaucoup plus difficiles à fixer. Si on ajoute que ces ganglions contiennent des structures moins différenciées que celles des cérébroïdes, on comprendra de quelles difficultés est entourée leur étude.

Nous avons essayé un très grand nombre de liquides fixateurs, mais nous ne citerons ici que ceux qui nous ont donné de bons résultats : ce sont le sublimé et l'acide osmique.

Nous avons employé l'acide osmique, soit en solution alcoolique (liqueur de Ranvier et Vignal), soit sous la forme de liqueur de Flemming (formule de Fol), soit sous la forme de liqueur de Hermann, où, comme on sait, l'acide chromique est remplacé par le chlorure de platine [1]. Les liquides à base d'osmium ont de grands avantages pour l'étude de la substance ponctuée; ils produisent dans cette substance une différenciation qui en facilite l'intelligence;

1. Pour la composition de ces liquides, je renvoie à l'ouvrage de MM. Bolles Lee et Henneguy, Traité des méthodes techniques de l'anatomie microscopique, Paris, 1887.

certaines régions de la substance ponctuée, sous l'influence de l'acide osmique, prennent une coloration foncée, qui les distingue d'autres régions, et permet de délimiter certains lobules importants. On s'aperçoit facilement des avantages que rend l'acide osmique à ce point de vue, si on compare une préparation traitée par l'acide osmique à une préparation fixée par le sublimé : dans ce dernier cas, la substance ponctuée a un aspect plus homogène.

Les pièces à fixer sont immergées dans le Flemming ou l'Hermann après une dissection rapide et incomplète faite à sec, ou plutôt dans le sang même de l'animal, qui est le seul liquide vraiment neutre. Pour l'étude du système nerveux chez quelques larves, nous avons employé le procédé recommandé par Viallanes; ce procédé consiste à pousser une injection de liqueur de Flemming dans le corps de l'animal au moyen d'une seringue de Pravaz.

L'inconvénient de la fixation par l'acide osmique est qu'un séjour trop prolongé des pièces dans cet acide les charge d'osmium, les noircit à l'excès et rend les colorations difficiles. Nous avons pu, dans tous les cas, éviter cet inconvénient et débarrasser les pièces d'un excès d'acide osmique, et cela dans la mesure jugée nécessaire, — en employant le permanganate de potasse. Notre excellent ami M. F. Henneguy a montré récemment que le permanganate de potasse, en solution aqueuse étendue (1 0/0), constitue un très bon mordant qui permet de fixer les colorations sur certaines pièces histologiques et favorise les colorations électives. Nous pouvons ajouter que ce même permanganate réduit l'acide osmique; on peut traiter par ce moyen les coupes après les avoir fixées sur la lame au moyen du procédé connu de l'albumine coagulée par la chaleur; quand on a examiné ces coupes au microscope, et qu'on les a trouvées trop noires, on les lave à l'eau, puis au permanganate; elles ne tardent pas à s'éclaircir et à jaunir; si même on laisse la réduction se faire trop longtemps, les coupes deviennent complètement transparentes.

Le second liquide de fixation auquel j'ai eu souvent recours est le sublimé à chaud ou à froid, dissous à saturation dans l'eau, avec addition d'un peu d'acide acétique.

On emploie la solution suivante :

Sublimé corrosif..................	5 gr.
Acide acétique cristallisable.,.....	5 c. c.
Eau distillée.....................	100 gr.

Le sublimé est le mode de fixation qu'on emploie dans la méthode de Viallanes, et je dois dire quelques mots de cette méthode, parce qu'elle m'a rendu de très grands services. Elle m'a été obligeamment communiquée par M. de Nabias, qui l'a appliquée à l'étude de quelques types de Gastéropodes. C'est une méthode qui consiste à colorer les pièces *in toto* par l'hématoxyline, en se servant comme mordant du sulfate de cuivre. Voici les doses et la marche à suivre. Les pièces, après avoir été fixées par le sublimé à 5 p. 100 en solution aqueuse acidulée, et ensuite lavées à grande eau, sont traitées pendant vingt-quatre heures par une solution à 1 p. 100 de sulfate de cuivre; on les lave ensuite pendant six heures et on les colore pendant douze heures dans une solution récente d'hématoxyline ainsi composée :

Hématoxyline......................	0 gr. 05
Alcool absolu......................	15 c. c.
Eau distillée......................	25 c. c.

Puis, nouveau bain dans une solution de sulfate de cuivre à 1 p. 100, puis déshydratation par les alcools, etc. Cette méthode donne d'excellents résultats pour l'étude des fibres nerveuses et aussi pour l'étude des cellules. Je l'ai appliquée à quelques Insectes, et surtout aux Crustacés (*Astacus fluviatilis*, *Palinurus*, *Homarus*, *Oniscus*, etc.).

Sous l'influence du sulfate de cuivre et de l'hématoxyline, les fibres nerveuses et le noyau des cellules prennent une belle coloration bleu vert foncé; le protoplasma des cellules prend une teinte plus pâle, d'un vert gris. J'ai observé qu'on a grand avantage à traiter les pièces par la safranine, après avoir fait les diverses réactions de la méthode de Viallanes; on obtient ainsi des doubles colorations qui sont fort instructives. La safranine se porte sur tous les points qui ont été faiblement teintés par l'hématoxyline. Ainsi, quand un ganglion a été traité par la méthode de Viallanes, puis coupé et fixé sur une lame de verre, si on le traite par la safranine, on voit d'abord les cellules conjonctives se colorer en rouge; on peut suspendre à ce moment l'action de la safranine et obtenir des coupes où seules les cellules conjonctives sont en rouge; si, au contraire, on laisse cette action se continuer, le protoplasma des cellules nerveuses se colore à son tour; il ne se colore pas *in toto* de la même manière; la coloration rouge apparaît d'abord dans les régions cen-

trales du protoplasma, celles qui entourent immédiatement le noyau : les régions périphériques gardent plus longtemps leur coloration bleu vert. En même temps, au milieu du noyau coloré en bleu vert, on voit apparaître de petits nucléoles colorés en rouge. Nous dirons plus loin quels avantages nous avons tirés de cette méthode des doubles colorations pour l'étude de la structure fibrillaire des cellules nerveuses.

On a préconisé dans ces dernières années de nouvelles méthodes pour l'étude du système nerveux des Invertébrés. La méthode de Golgi, sous la forme spéciale, dite intensive, imaginée par Ramon y Cajal, nous a donné des résultats si partiels, si peu constants que nous jugeons inutile d'en parler ici.

Une seconde méthode, qui a été souvent employée dans ces dernières années, est la méthode au bleu de méthylène (méthode d'Ehrlich); elle consiste soit à colorer au bleu de méthylène l'organe vivant, — et dans ce cas on fait l'injection du liquide dans la cavité générale du corps de l'animal, — soit à immerger l'organe disséqué dans une solution faible. C'est la méthode que Retzius a employée dans son étude sur l'Ecrevisse.

Les résultats donnés par cette méthode sont à peu près comparables à ceux que donne la méthode de Golgi; ils éclairent l'étude des prolongements cellulaires et des relations qui existent entre les différentes cellules. Au contraire, la méthode d'Ehrlich est impropre à l'étude de la structure fibrillaire du protoplasma; elle est donc loin de faire double emploi avec la méthode de Viallanes.

Ehrlich, en injectant du bleu de méthylène, mêlé à une solution physiologique de chlorure de sodium, dans des grenouilles vivantes, constata le premier que cette substance colore avec intensité les terminaisons nerveuses et spécialement les terminaisons sensitives; cette coloration, on ne peut l'obtenir sur le vivant ni avec la fuchsine, ni avec le violet de méthyle, ni avec la safranine. Ehrlich remarqua que la coloration par le bleu de méthylène se fait mieux quand la pièce reste exposée pendant quelque temps au contact de l'air, mieux aussi quand l'injection a lieu dans l'animal vivant; le bleu de méthylène ne se fixe sur les tissus en conservant sa couleur que dans le cas où il s'oxyde; c'est pour ce motif que la coloration a besoin de se faire en contact avec l'air; si elle se fait dans un tissu à l'abri de l'air, la substance se réduit aussitôt, absorbe deux atomes d'hydrogène et donne un produit incolore. Quand le tissu

est vivant, il contient une plus grande quantité d'oxygène que le tissu mort, et par conséquent il se colore mieux; dans certaines pièces dont la coloration est incomplète, le bleu ne se manifeste qu'à la périphérie, c'est-à-dire dans les parties les mieux exposées à l'air. Enfin Ehrlich a constaté que la réaction est favorisée par un milieu alcalin; si l'alcalinité des fibres nerveuses est faible, la coloration sera difficile.

Un grand nombre d'auteurs ont, nous l'avons vu dans l'historique, appliqué la méthode d'Ehrlich à des Invertébrés, et en ont modifié certaines parties. Dogiel a obtenu de bonnes colorations sur des pièces disséquées et exposées à l'air. Biedermann a favorisé l'oxydation des tissus en les plaçant dans une atmosphère imprégnée des vapeurs de térébenthine résinifiée; on sait que cette substance dégage de l'ozone. Enfin Retzius, aussitôt après avoir fait l'injection, qu'il dirigeait dans la région abdominale des Écrevisses, ouvrait l'abdomen en enlevant le tégument de la face ventrale, pour mettre la chaîne nerveuse en contact direct avec l'air; il attendait ensuite six heures et davantage avant d'examiner les pièces, ayant constaté que la coloration devient avec le temps plus élective et plus belle. Retzius employait des solutions de bleu de méthylène à 1 millième. Mme Rina Monti, dans un travail récent auquel nous avons emprunté quelques-uns des détails précédents, a fait usage d'une solution beaucoup plus concentrée.

Bleu de méthylène........................	0 gr. 50
Chlorure de sodium......................	0,37
Eau	50

L'inconvénient principal et très sérieux de la méthode d'Ehrlich est de ne pas donner des préparations permanentes. Quand la pièce colorée est soustraite à l'action de l'air, la réduction de la matière colorante ne tarde pas à se manifester et donne des produits incolores; c'est ce qui a lieu par le seul fait qu'on met la pièce à examiner sous une lamelle, pour l'étudier au microscope; on sait que la réduction continue également dans la glycérine et le baume. Les auteurs se sont efforcés de trouver un réactif fixant la matière colorante. On n'y est pas encore complètement parvenu; on a cependant trouvé quelques substances qui retardent la décoloration. La meilleure est le picrate d'ammoniaque. On place la pièce dans une solution saturée de picrate, on l'y laisse séjourner pendant un cer-

tain temps, puis on la porte dans un mélange à parties égales de picrate et de glycérine, dans lequel on fait l'examen microscopique. Biedermann a indiqué un procédé utile pour empêcher que la coloration ne s'évanouisse avant le moment où le picrate d'ammoniaque pénètre au centre de la pièce; il place la pièce sur un petit coussinet de papier filtré, imbibé de picrate; le tout est conservé en chambre humide, de sorte que la pièce n'est pas soustraite au contact de l'air pendant la pénétration du picrate d'ammoniaque.

PREMIÈRE PARTIE

HISTOLOGIE

I

STRUCTURE FIBRILLAIRE DES CELLULES NERVEUSES D'ARTHROPODES

Dans la partie purement histologique de notre travail, nous ne passerons point en revue, ce qui serait beaucoup trop long, toutes les questions qui ont été soulevées tour à tour par nos prédécesseurs, et qui sont encore, comme nous l'avons vu, si éloignées d'une solution définitive; nous choisirons parmi ces questions les deux qui nous paraissent d'une importance primordiale : la structure de la cellule nerveuse et les relations des prolongements cellulaires.

Ces deux points ne peuvent pas être étudiés avec les mêmes méthodes. Quand on veut se rendre compte du trajet d'un prolongement cellulaire, quand on veut connaître le lieu où il aboutit, ses relations avec d'autres cellules et d'autres fibres, il faut avoir recours soit à la méthode de Golgi, soit à la méthode d'Ehrlich, qui ont été conçues précisément dans le but d'éclaircir ces problèmes de topographie cellulaire. En revanche, ces deux méthodes ne peuvent pas donner de renseignements sur la structure intime du protoplasma. Traitée par la méthode de Golgi, la cellule nerveuse se présente avec une coloration d'un noir d'ébène, et cette coloration est si intense qu'elle ne laisse même pas apercevoir le noyau de la cellule. Les colorations au bleu de méthylène, sans avoir la même intensité, sont également impropres à nous renseigner sur la struc-

ture du protoplasma. La cellule nerveuse colorée par le bleu de méthylène laisse encore voir son noyau et même ses nucléoles, mais l'image manque de netteté. Pour ces recherches de structure, rien ne vaut, à ma connaissance, la méthode de Viallanes; c'est des résultats obtenus par cette méthode remarquable et encore trop peu connue que nous parlerons dans le présent chapitre.

Si l'on ouvre un traité quelconque d'histologie et qu'on lise avec soin ce qui a trait à la cellule nerveuse, on y trouvera l'affirmation explicite ou implicite de cette idée que le prolongement cellulaire n'est pas autre chose, comme son nom l'indique, qu'une expansion du corps de la cellule, une expansion de son protoplasma, qui se façonne en forme de fibres pour recueillir ou transmettre les excitations en un point plus ou moins éloigné du corps cellulaire. Cette idée paraît être en confirmation avec les recherches microscopiques les plus récentes, qui montrent que lorsqu'on emploie les doubles colorations, par exemple pour différencier le protoplasma et le noyau, on obtient une coloration uniforme pour le protoplasma et le prolongement cellulaire : preuve évidente, semble-t-il, que ces deux éléments présentent une identité parfaite de composition chimique.

Et cependant, si l'on réfléchit aux fonctions de la fibre nerveuse et du corps protoplasmique, on ne peut s'empêcher de remarquer que ces fonctions sont quelque peu différentes; la fibre nerveuse, comme sa forme, son trajet et son point d'aboutissement dans les organes sensoriels périphériques et dans les muscles l'indiquent nettement, la fibre nerveuse est avant tout un organe de conduction, de transmission; elle recueille l'impression et la porte au corps protoplasmique, ou bien elle la reçoit du corps protoplasmique et la transmet à la périphérie, au muscle ou à la glande. Le corps protoplasmique, au contraire, est sous l'influence directe du noyau dont le rôle physiologique a été si bien mis en lumière par les expériences modernes de mérotomie; le corps protoplasmique lui-même joue un rôle actif dans les phénomènes de division cellulaire, qu'il dirige au moyen des centrosomes émanés de sa substance. Cet ensemble de faits tend à montrer que le corps protoplasmique est le centre de fonctions importantes, et qu'il n'a pas simplement un rôle de conductibilité. Dès lors, il est vraisemblable qu'à cette différence de fonctions doit correspondre une différence de constitution chimique; mais ce n'est là qu'une hypothèse; et nous avons hâte d'ajouter que les faits paraissent la confirmer.

Nous sommes arrivé, au moyen de la méthode de Viallanes, compliquée par une coloration à la safranine, à obtenir une coloration différente pour le protoplasma cellulaire et pour les fibres nerveuses qui en émanent. Nous avons obtenu pour la première fois cette double coloration en traitant les cellules nerveuses de l'Écrevisse et d'autres Crustacés. On sait que pour les recherches histologiques certains types d'animaux constituent des sujets d'élection; le phénomène dont nous parlons nous paraît trop important pour ne pas s'étendre au groupe entier des Arthropodes.

Rappelons d'abord ce qu'on peut voir si on se contente de dissocier le tissu nerveux vivant d'une Écrevisse dans le sang de l'animal, ou si on favorise la dissociation, suivant le procédé de Ranvier, en laissant séjourner un ganglion pendant vingt-quatre heures dans l'alcool au tiers, et ensuite en le secouant fortement dans un tube à essai, pour obtenir par cette action mécanique la dissociation de quelques cellules nerveuses qu'on recueille ensuite au fond du tube au moyen d'une pipette. Cette méthode met sous les yeux de l'observateur des cellules à protoplasma granuleux, avec un noyau peu visible et des nucléoles très réfringents. A l'état frais, nous n'avons pas pu saisir nettement la structure fibrillaire dont il va être question, bien qu'on puisse la deviner en quelque sorte quand on la connaît déjà.

Si on fixe la pièce par le sublimé, qu'on la durcisse, qu'on la coupe et qu'on la colore sur lame au moyen du cuivre, de l'hématoxyline et ensuite de la safranine, on n'obtient encore rien de satisfaisant. Nous possédons beaucoup de préparations auxquelles nous avons fait subir sur lame la méthode complète de Viallanes et de la safranine, et nous n'y trouvons pas, au moins avec une parfaite évidence, la double coloration du protoplasma et de la fibre nerveuse.

Pour que cette double coloration se produise, il y a *une condition expresse*, sur laquelle nous ne saurions trop insister, c'est que la coloration par l'hématoxyline, après mordançage par le sulfate de cuivre, soit faite *in toto*. Nous ne pouvons donner les raisons du fait, mais nous nous portons garant de son exactitude. Quand la coloration par l'hématoxyline a été faite *in toto*, on colore par la safranine sur lame, et alors on constate nettement que la fibre nerveuse présente une coloration d'un bleu vert intense, analogue à celle du noyau, tandis que le protoplasma de la cellule prend une belle coloration rouge, parfois un peu violacée (pl. I, fig. 2).

Il est sans doute important d'ajouter qu'on peut, même en réduisant cette technique à son maximum de simplicité, obtenir la double coloration. Si l'on a soin de ne pas faire agir trop longtemps l'hématoxyline sur la pièce, ou encore si on fait usage de solutions d'hématoxyline plus faibles que celles dont nous avons indiqué plus haut la formule, on obtient des cellules faiblement colorées; le protoplasma apparaît en vert jaune, en même en jaune brunâtre, tandis que la fibre nerveuse est colorée en bleu vert, ou en vert franc (fig. 4, pl. I), ce qui tient à ce que la fibre nerveuse condense avec beaucoup plus d'énergie que le protoplasma cette matière colorante. On peut donc avec une seule matière colorante obtenir pour la fibre nerveuse et le protoplasma de la cellule une double coloration. Mais nous devons ajouter que ce résultat est moins certain et moins évident que celui que donne l'emploi de la safranine; à lui seul, il ne serait pas significatif, étant donné le nombre considérable des nuances que l'hématoxyline peut produire, suivant des conditions multiples et parfois difficiles à préciser [1]. Nous n'insistons pas sur ces réactions un peu infidèles, qu'on ne reproduit pas toujours à volonté, et nous pensons qu'il vaut mieux s'en tenir à la double réaction par l'hématoxyline et la safranine.

Donnons à ce propos quelques détails de plus sur les réactions produites par ces diverses matières colorantes.

La safranine, à la condition que son action soit de peu de durée, et qu'elle s'exerce sur une coupe fortement pénétrée de coloration verte, agit d'abord et presque exclusivement sur les cellules conjonctives qui sont disséminées dans la masse du ganglion, et sur les enveloppes conjonctives du ganglion. Nous possédons des coupes où cette élection est absolument satisfaisante. Les cellules nerveuses conservent leur coloration verte, plus pâle pour le protoplasma, plus intense pour le noyau : et la substance ponctuée conserve également la même coloration.

Si l'on fait agir la safranine pendant un temps plus prolongé

1. Puisque l'occasion s'en présente, nous citerons ici un fait curieux : le traitement par l'hématoxyline nous a donné pour toute la série de ganglions abdominaux d'une Écrevisse des colorations différentes pour les connectifs dorsaux; les uns étaient colorés en vert franc, d'autres en bleu, d'autres en rouge tirant sur le roux; comme ces différences de colorations spéciales étaient les mêmes pour les deux connectifs d'une même paire, et les mêmes aussi dans des ganglions différents, nous pensons qu'il y a là une preuve que ces connectifs ont chacun une composition chimique propre; mais n'ayant pas pu, malgré beaucoup de recherches, reproduire à volonté ces différences de coloration, nous avons renoncé à poursuivre dans cette voie.

(pendant une heure, par exemple, et même un temps beaucoup plus long) sur une coupe qui a été peu fortement modifiée par le cuivre et l'hématoxyline, on obtient des résultats sensiblement différents. La safranine colore en rouge vif les fibrilles de la substance ponctuée, le protoplasma des cellules nerveuses et leurs nucléoles; mais les tubes nerveux de grande dimension qui sillonnent la substance ponctuée, principalement les tubes nerveux géants des connectifs, et ceux que l'on voit pénétrer dans les cellules gardent leur coloration verte; il en est de même pour les noyaux des cellules nerveuses. Il résulte de ces différentes réactions qu'une même cellule nerveuse a son protoplasma et ses nucléoles colorés en rouge, son noyau et son cylindre-axe colorés en bleu. Nous avons constaté à plusieurs reprises que ces colorations différentes et si tranchées peuvent rendre de grands services dans la lecture des coupes.

Si on ne colore que par la safranine une coupe fixée par le sublimé, on obtient des cellules dont le nucléole est coloré en rouge vif, dont le noyau reste pâle, et dont le protoplasma se colore nettement; dans ce protoplasma on voit parfois se dessiner un cordon pâle qui se continue dans le prolongement cellulaire; c'est le cylindre-axe intracellulaire, qui ne présente point d'affinité pour la safranine (fig. 3, pl. I).

Avec la coloration au carmin borique et au picrocarminate, nous ne sommes point parvenu à voir le cylindre-axe intracellulaire. Enfin, dans des coupes fixées par l'acide osmique (liqueur d'Hermann), nous n'avons pas réussi davantage à discerner le faisceau intracellulaire.

Il résulte de ce qui précède que puisqu'on peut colorer différemment le protoplasma et son expansion en forme de fibre, cette méthode de double coloration permettra de connaître les relations de ces deux éléments; nous avons pu, en effet, suivre la fibre nerveuse après sa pénétration dans le corps cellulaire et nous rendre compte de ce qu'elle devient. Nous rencontrons ici une question à propos de laquelle notre court historique a montré qu'il s'est produit une masse énorme de controverses. Bien que Remak ait nettement observé, il y a bientôt un demi-siècle, la structure fibrillaire des fibres nerveuses, ce point important a été contesté par un très grand nombre de ses successeurs. Nos préparations nous semblent lever tous les doutes; la fibre nerveuse est bien constituée, comme

l'a pensé et figuré Remak, par un faisceau de fibres parallèles, et ces fibrilles, au moment où elles pénètrent dans le corps protoplasmique, peuvent être suivies pendant une certaine partie de leur trajet.

Nous allons étudier principalement : le cylindre-axe intracellulaire et la structure fibrillaire du protoplasma.

Cylindre-axe intracellulaire.

On peut répartir les cellules nerveuses des ganglions de la chaîne ventrale de l'Écrevisse en trois grandes catégories.

1° Dans la première catégorie, nous comprenons les cellules dans lesquelles le cylindre-axe pénètre sans qu'on puisse saisir aucun détail sur le mode de pénétration; la substance du cylindre-axe paraît être en continuité directe avec celle du protoplasma, et c'est tout (on voit des cellules de ce genre figurées dans la figure 6, pl. I).

2° Dans une seconde catégorie de cellules, on observe une légère striation de lignes circulaires et concentriques; et de plus, on peut constater que ces fibrilles, disposées régulièrement autour du noyau, convergent vers le cylindre-axe et s'y réunissent, ce qui montre que ce sont bien les fibrilles du cylindre-axe qui entourent le noyau de la cellule et en sillonnent le protoplasma. Cette structure est celle qui a été le plus souvent décrite; elle a été figurée, notamment, par Vignal chez le Homard (*op. cit.*, fig. 8, pl. IV).

Cette figure montre un certain nombre de fibrilles du cylindre-axe, qui en pénétrant dans la cellule s'écartent régulièrement les unes des autres et entourent le noyau, de manière à représenter une striation concentrique. Vignal n'a pas pu suivre ces fibrilles dans leur trajet autour du noyau : il ne leur fait décrire qu'un demi-cercle. Sa description est incomplète, et nous y ajouterons les points suivants :

Les fibrilles font le tour complet de la cellule, et entourent par conséquent le noyau d'une série de cercles complets; c'est ce que l'on aperçoit nettement sur les coupes qui passent à travers le prolongement cellulaire ainsi que le noyau; mais sur des coupes orientées différemment, sur des coupes obliques, ou sur des coupes très superficielles, on peut constater que la distribution des fibrilles dans le protoplasma de la cellule est loin de se faire d'une manière aussi simple; c'est ce que nous montrons ci-après.

3° Nous rangeons dans une troisième catégorie des cellules, en général de grande taille, dans lesquelles le cylindre-axe pénètre et même décrit un demi-cercle, en conservant les dimensions qu'il présente dans le nerf; ce sont des cellules à *cylindre-axe intracellulaire*. Dans ce trajet, le cylindre-axe se distingue nettement du protoplasma par la puissance avec laquelle il concentre la matière colorante; il se présente d'ailleurs sous des aspects divers qui dépendent du sens dans lequel la coupe a été faite; tantôt la coupe l'entame perpendiculairement, et il se présente alors sous l'aspect d'une masse arrondie ou peu allongée (fig. 60, pl. IV), tantôt la coupe est parallèle à sa direction, et il apparaît sur une partie de sa longueur (même fig. 60, 2). Ce n'est que sur des coupes un peu épaisses que l'on peut le voir presque entièrement, dans toute sa longueur, comme nous l'avons représenté dans les figures 2, 4, 5, 8, pl. XII : et encore le faisceau entier n'est-il pas compris dans ces figures; son extrémité intracellulaire n'y est pas représentée, et ne peut pas l'être, parce que le faisceau ne se développe pas tout entier dans le même plan.

Le faisceau est formé des mêmes fibrilles accolées ensemble que dans le cylindre-axe extracellulaire ; ces éléments fibrillaires constituent une substance plus dense et plus résistante que le protoplasma, comme le prouve ce fait que dans les coupes au rasoir la section du faisceau produit parfois une légère déchirure tout autour.

Il est important de noter que le faisceau, après avoir pénétré dans le protoplasma de la cellule, se dirige tout entier d'un seul côté du noyau, sans présenter aucune tendance à l'éparpillement de ses fibres; aucune fibre, semble-t-il, dans un faisceau qui se dirige d'un seul côté du noyau, ne s'en sépare pour se répandre de l'autre côté. Par là, ce troisième type de cellule nerveuse se distingue nettement du second type, où les fibrilles du cylindre-axe, au moment de leur pénétration dans la cellule, divergent dans tous les sens pour se répandre uniformément dans toutes les parties de la masse protoplasmique. C'est un type asymétrique.

Voici quel est le trajet intracellulaire du cylindre-axe. Nous prendrons comme type de description une cellule située dans la région ventrale d'un ganglion de l'abdomen. Une telle cellule, volumineuse et pyriforme, a son extrémité effilée dirigée vers la région supérieure du ganglion; c'est par cette extrémité que pénètre le cylindre-axe, qui n'est du reste qu'une émanation de la cellule. Le

cylindre-axe se dirige vers la base de la cellule, en suivant une ligne spirale qui se tient à peu près à égale distance de la membrane d'enveloppe et du noyau; sur aucun point de son trajet, nous n'avons vu le cylindre-axe entrer en contact avec le noyau; nous n'avons jamais rencontré ces prolongements axiles ayant leur origine dans le noyau, et décrits par Owsjannikow, Haller, etc. Même dans son dernier tour de spire, au moment de terminer son trajet, le cylindre-axe ne se rapproche point du noyau; il reste toujours à la même distance. Sur quelques coupes on voit parfois le noyau prendre la forme d'un croissant dont la concavité est tournée exactement vers le cylindre-axe.

Sur tout ce parcours, il conserve, à peu de chose près, les mêmes dimensions, et il se termine brusquement; de son extrémité partent de très fines fibrilles, qui sont assez longues, et continuent en éventail la direction du gros faisceau. Les coupes favorables à l'étude de ce pinceau terminal sont assez rares, nous en donnons une figure 6. Le cylindre-axe, dans sa ligne spirale, décrit au maximum un cercle et demi autour du noyau; le plus souvent il ne décrit que les trois quarts du cercle. La direction dans laquelle la ligne spirale se développe peut être facilement suivie sur une série de coupes horizontales passant par la région ventrale d'un ganglion, région où les grosses cellules de ce type s'accumulent (figure 60, pl. III). On constate que cette direction n'a rien d'uniforme, elle peut être différente pour des cellules voisines, et de même sens pour deux cellules situées symétriquement à droite et à gauche du plan antéro-postérieur d'un ganglion.

Il ne faudrait pas croire que toutes les cellules nerveuses de grande taille possèdent un cylindre-axe intracellulaire. Beaucoup de cellules volumineuses appartiennent au second type. La région ventrale d'un ganglion abdominal est occupée par une vingtaine de grosses cellules; sur ce nombre, la moitié seulement possède un cylindre-axe intracellulaire. Les cellules du second et du troisième type se trouvent mélangées sans aucun ordre apparent. La figure 60 est assez démonstrative à cet égard; pratiquée dans la région ventrale d'un ganglion abdominal d'Écrevisse, elle montre une réunion de cellules de dimension différente, parmi lesquelles plusieurs cellules petites et même volumineuses sont entièrement dépourvues de cylindre-axe intraprotoplasmique (figure 60, 2), tandis que d'autres montrent des faisceaux coupés sous des angles divers. Très

rarement, le cylindre-axe intracellulaire se dichotomise, soit dans la cellule elle-même (fig. 1), soit un peu avant d'aborder la cellule (fig. 5).

A peu de chose près, les descriptions précédentes sont applicables aux cellules nerveuses du Homard, de la Langouste et du Tourteau.

Structure fibrillaire de la cellule nerveuse. — Nous allons montrer maintenant comment on peut suivre les fibrilles dans le protoplasma de la cellule nerveuse. Ces fibrilles émanent soit du cylindre-axe et au moment où il pénètre dans la cellule, soit du bout terminal du cylindre-axe qui a un trajet intracellulaire. Notre description s'applique indifféremment à ces deux types de cellule.

On a admis jusqu'ici — nous passons sur un grand nombre d'hypothèses — que les fibrilles nerveuses ne se répandent pas uniformément dans toutes les parties du globe protoplasmique, mais qu'elles se concentrent dans la couche périphérique.

C'est ce que M. Ranvier a bien vu dans les cellules des ganglions spinaux des Poissons cartilagineux; il a décrit dans ces cellules une écorce fibrillaire formée par les fibrilles des prolongements de la cellule; mais il n'est point arrivé à colorer différemment le protoplasma et les fibrilles. Notre méthode de double coloration confirme de la façon la plus nette cette manière de voir. Si l'on fait agir avec beaucoup de lenteur et de ménagement la safranine, on remarque que sa première action sur le protoplasma consiste à colorer en rouge vif la couche qui est en contact direct avec le noyau; on peut, à ce moment, suspendre l'action du réactif, laver à l'alcool, et conserver une préparation dont les cellules présentent, dans leur protoplasma, une zone interne, rouge, et une zone externe, bleue (fig. 7 et 8, pl. I).

Le carmin borique, l'éosine donnent les mêmes résultats. Il est donc bien évident que ces deux régions du protoplasma ont chacune leur structure propre. Ce même fait peut se présenter sous une forme un peu différente. Si l'on fait agir longtemps la safranine, ou si l'on opère sur une pièce très peu colorée par l'hématoxyline (ces deux conditions sont jusqu'à un certain point équivalentes), on obtient le plus souvent des colorations rouges du protoplasma tout entier, ainsi que nous l'avons représenté sur les figures 1 et 2; cependant, on peut encore s'apercevoir que ce protoplasma

présente deux couches distinctes, par ce fait que la couche interne, en contact avec le noyau, absorbe avec plus de force la matière colorante; il y a donc dans ce cas une couche externe rose et une couche interne d'un rouge intense : différence de coloration qui se conserve facilement sur des préparations permanentes. Enfin une action plus prolongée de la safranine donne au protoplasma tout entier la même teinte.

Dans les préparations où l'on a pu réussir à obtenir une coloration bleu verdâtre de la couche protoplasmique externe — préparations très difficiles à faire — on constate que cette couche est essentiellement fibrillaire, tandis que la couche interne est essentiellement granuleuse. Nous avons essayé de reproduire ce contraste dans les figures 7 et 8, qui l'exagèrent un peu ; ces deux figures appartiennent à une même cellule, coupée à deux niveaux différents; la figure 7 coupe en plein le noyau dont on voit la teinte bleu verdâtre et un nucléole coloré vivement en rouge. La couche externe tranche nettement dans ces deux figures sur la couche interne; en réalité, il y a un passage graduel entre les deux; à la périphérie s'accumulent des fibres colorées en vert; à la limite entre les deux couches se trouvent des fibres dont la coloration n'est pas franche, tire sur le rouge, et forme une transition graduelle avec la couche interne.

Il est possible, dans certains cas, de se faire une idée sur la direction des fibres nerveuses dans le protoplasma; on a dit parfois qu'elles figurent un réseau; nous ne croyons pas que cela soit exact, au moins en ce qui concerne les cellules nerveuses des Crustacés. Pour les étudier, il faut choisir les coupes qui entament superficiellement la cellule. Déjà les figures 7 et 8 montrent un fait important; les fibrilles, en s'étalant sur le globule cellulaire, dont elles forment l'écorce, suivent plusieurs ensemble la même direction; elles se développent parallèlement. La figure 59 montre la même disposition; les fibrilles dessinent non pas isolément, mais plusieurs ensemble, des spirales à lignes concentriques, rappelant un peu par leur aspect les empreintes papillaires des doigts. Naturellement, cette comparaison n'a d'autre utilité que d'expliquer et de faire comprendre.

En partant de ce qui précède, on pourrait admettre que le prolongement cellulaire renferme une substance autre que le protoplasma, bien qu'il en soit une émanation directe. Il nous semble

plus juste d'admettre [1] l'existence, dans le protoplasma, de deux éléments distincts, l'un fibrillaire, l'autre interfibrillaire, éléments qui peuvent, dans des circonstances favorables, prendre des colorations différentes. La fibrille domine dans le prolongement cellulaire, tandis que l'autre élément domine dans le protoplasma. Ce qui semble donner un certain appui à cette interprétation, c'est d'abord que la safranine ne teint pas uniformément le protoplasma de la cellule; elle colore plus vivement les parties voisines du noyau; ce sont celles où les fibrilles sont les plus rares.

La structure fibrillaire que nous venons de décrire n'a point été signalée par les auteurs précédents; quelques-uns cependant semblent en avoir soupçonné l'existence. Il nous paraît vraisemblable que si Owsjannikow a cru voir, dans la cellule nerveuse d'Écrevisse, un prolongement cellulaire prenant son origine dans le noyau, c'est parce qu'il a aperçu sans le comprendre le cylindre-axe intracellulaire. Mais l'interprétation que nous donnons est hypothétique, comme la plupart de celles que l'on peut imaginer pour expliquer les erreurs d'un observateur. Plus d'un auteur, dans ces dernières années, a décrit une striation concentrique des cellules de l'Écrevisse, mais en figurant toujours des fibrilles qui s'écartent régulièrement les unes des autres en pénétrant dans le globe cellulaire. Plus récemment, deux auteurs allemands se sont rapprochés davantage de la vérité. Le premier des deux, Krieger, décrit de la manière suivante les relations de la cellule avec le prolongement cellulaire : « Der Uebergang von dem gestreiften Protoplasma der Zelle in den homogenen Fortsatz geschieht in der Weise, dass letzterer in der Nähe der Zelle von ersterem wie von einer Scheide umgeben wird. Selten dringt der homogene Fortsatz bis in die Zelle selbst vor, se dass dann Bilder entstehen, bei deren Betrachtung man an ein Kernfortsatz denken könnte. Ich möchte jedoch diesen Bildern keine zu grosse Beweiskraft zuschreiben, da die Zellen, an denen sie auftreten, meist schlecht erhaltene sind. »

« Le passage du protoplasma strié de la cellule dans le prolongement homogène a lieu de telle sorte que ce dernier dans le voisinage de la cellule est embrassé par celle-là comme d'une gaine. Rarement le prolongement homogène pénètre dans l'intérieur de la cellule

1. Cette opinion a été déjà présentée par H. Schultze, qui a étudié les éléments nerveux de quelques Mollusques, du Lombric.

elle-même, de façon qu'il en résulte des images dont l'examen pourrait faire croire à un prolongement nucléaire. Je ne voudrais pourtant pas attribuer à ces images une trop grande force démonstrative, attendu que la plupart des cellules où elles se présentent sont mal conservées. »

On voit par ce qui précède que Krieger a cru que le cylindre-axe s'invagine dans la cellule, qui l'entoure d'une sorte de gaine; cette disposition n'est point exacte. Krieger a mal interprété le trajet du cylindre-axe dans la cellule. Quelque temps après, Freude a commis une autre erreur sur cette même structure; il a cru voir que le prolongement cellulaire, avant de pénétrer dans l'intérieur de la cellule, décrit autour d'elle un demi-cercle, en s'appliquant directement sur elle. Freude a figuré cette disposition dans la planche annexée à son travail (fig. 1 et 5). Il n'est pas douteux, à mon avis, qu'il a eu sous les yeux le cylindre-axe intracellulaire, et que, comme il examinait les cellules à l'état frais, il ne s'est pas rendu compte que ce prolongement cellulaire n'est point appliqué sur la cellule, mais existe dans l'intérieur du protoplasma. Le même auteur a décrit et figuré des masses homogènes, fortes et brillantes, dans l'intérieur du protoplasma des cellules nerveuses appartenant au stomato-gastrique; il est possible que ces apparences soient produites par le cylindre-axe vu en raccourci; sur nos coupes en série, nous trouvons souvent des sections du cylindre-axe, qui se présentent sous la forme de petites masses arrondies occupant des situations variables dans le protoplasma (fig. 60, pl. III).

Plus récemment, Nansen, dans ses études histologiques sur le système nerveux du Homard, a décrit une striation concentrique des fibres émanées du cylindre-axe, autour du noyau de la cellule. Quelques-unes de ses figures, 23 B, par exemple, rappellent celle de Vignal, et montrent les fibres du cylindre-axe qui s'écartent et forment une striation concentrique dans la cellule. Mais la fig. 23 A est plus intéressante; on y a représenté les fibres du cylindre-axe passant toutes à la fois d'un seul côté du noyau, autour duquel elles décrivent un tour complet. L'auteur ajoute, il est vrai, dans son texte explicatif, que cette figure est mal venue et exagère la structure fibrillaire de la cellule (voir p. 100) qui n'a jamais été aussi distincte que dans son dessin. Cependant ce dessin est peut-être, de tous ceux qui ont été publiés jusqu'à ce jour, le plus rapproché de la vérité. L'erreur consiste simplement à montrer des fibrilles

suffisamment écartées les unes des autres pour donner à la cellule entière l'apparence d'une striation concentrique; il n'en est pas réellement ainsi, et nous nous référons sur ce point à nos dessins personnels, qui montrent un faisceau de fibrilles bien individualisé, circulant autour du noyau, à une certaine distance, sans donner à la cellule une striation concentrique (fig. 2, pl. I).

Accessoirement, nous avons constaté chez les Insectes, relativement à la structure des cellules nerveuses, quelques points qui méritent en passant une courte mention.

Cellules nerveuses. — Les cellules nerveuses présentent des dimensions très variables; parmi tous les Insectes que nous avons étudiés, nous avons trouvé les cellules nerveuses les plus considérables chez la Cigale; on trouve dans la région abdominale des centres nerveux de cet Insecte deux cellules géantes mesurant 150 μ suivant leur plus grand diamètre.

Les cellules nerveuses des Insectes présentent un noyau de forme sphérique, qui contient, en général, dans les grandes cellules, plusieurs nucléoles. Les cellules sont ovalaires ou piriformes, et se distinguent par là très nettement des cellules que l'on rencontre dans les centres nerveux de quelques Mollusques lamellibranches, par exemple l'Anodonte. La figure 70, pl. IV, reproduit aussi exactement que possible l'aspect d'une coupe de ganglion d'Insecte fixée par l'acide osmique.

Les cellules nerveuses appartiennent au type unipolaire. On en a décrit qui sont apolaires (Yung), mais l'existence de ces cellules a été révoquée en doute, notamment par Vignal, qui dit fort justement : « Toutes celles qu'on serait tenté de considérer comme telles présentent toujours en un point de leur surface une brisure qu'il est facile de reconnaître [1]. » L'auteur cité suppose ici qu'on a fait l'étude des cellules par dissociation. On rencontrerait, au dire des auteurs, mais très rarement, des cellules à plusieurs prolongements.

Les cellules très petites, telles que celles qu'on rencontre chez le *Rhizotrogus*, se réduisent aux dépens du protoplasma plutôt que du noyau; cependant le protoplasma reste toujours visible, et nous n'avons point rencontré jusqu'ici dans les ganglions sous-intestinaux des Insectes des cellules comparables aux *cellules chro-*

1. *Op. cit.*, p. 317.

matiques qu'on a décrites dans les ganglions cérébroïdes de ces Insectes.

Nous n'avons point observé dans nos coupes du système nerveux des Insectes adultes des cellules nerveuses en voie de division karyokinétique; toutefois, sur nos coupes de cérébroïdes de larves du Hanneton et d'autres Coléoptères, M. Henneguy a constaté dans les cellules nerveuses plusieurs figures de karyokinèse.

Noyau cellulaire. — Le noyau des cellules nerveuses d'Insectes prend une coloration bien différente sous l'influence des réactifs, suivant la manière dont la pièce a été fixée. Dans les fixations par la liqueur de Flemming, par exemple, et la coloration par la safranine, c'est le protoplasma de la cellule qui concentre la plus grande partie de la matière colorante; le noyau conserve toujours une teinte plus claire. Au contraire, lorsqu'on fixe par le sublimé et qu'on colore ensuite par la méthode de Viallanes, le noyau prend une coloration verte plus intense que le protoplasma.

La grande majorité des cellules possèdent un noyau unique; cependant nous avons rencontré parfois dans la chaîne ventrale de l'Écrevisse des cellules nerveuses à deux noyaux; les deux noyaux ne sont point accolés l'un contre l'autre, mais éloignés, et ils occupent chacun une position excentrique par rapport à la cellule. Yung a signalé une disposition analogue dans les cérébroïdes de différentes espèces de Crabes [1].

Le noyau des cellules nerveuses d'Insectes renferme en général un ou deux nucléoles bien distincts, mêlés à une substance dont il est très difficile de déterminer la structure, et qui a le plus souvent l'aspect d'un petit pointillé. Nous devons signaler cependant que dans certaines grosses cellules nerveuses d'Écrevisse, situées dans le ganglion sous-œsophagien, région postérieure, on trouve la cavité du noyau remplie de grains nucléaires dont le nombre n'est pas moins de vingt : plusieurs de ces nucléoles sont réunis ensemble de manière à former un chapelet, qui compte parfois cinq à six grains; on comprend que le rasoir, en partageant la cellule en plusieurs tranches, a coupé plusieurs de ces chapelets, ne laissant subsister que ceux qui se trouvaient par hasard dans le plan de la section.

1. *Op. cit.*, p. 25.

II

LES FIBRES NERVEUSES

Nous nous proposons d'étudier dans ce chapitre la distribution topographique des fibres nerveuses. Notre introduction historique, où nous avons résumé l'opinion des principaux auteurs qui ont étudié l'histologie des centres nerveux des Invertébrés, a montré quelles sont les questions qui sont en ce moment à l'ordre du jour. On est arrivé à démontrer plusieurs points importants : 1° les cellules nerveuses ne s'anastomosent point au moyen de leurs fibres nerveuses, et chaque cellule, envisagée avec l'ensemble de ses fibres, constitue un élément distinct et indépendant, ce qu'on appelle aujourd'hui un neurome ; 2° certaines cellules — les cellules motrices — envoient leurs prolongements directement dans les nerfs périphériques ou dans les connectifs ; 3° d'autres cellules — les cellules sensorielles — envoient leurs prolongements dans la substance ponctuée, où ils se résolvent en une arborisation terminale.

Pour étudier ces différentes questions chez les Insectes, on peut employer les trois méthodes que nous avons déjà eu l'occasion de signaler plusieurs fois : la méthode de Golgi, celle d'Ehrlich, celle de Viallanes. Nous ne parlerons point de la méthode de Golgi, parce que nous n'avons pas encore réussi à en obtenir des résultats satisfaisants ; mais nous parlerons des deux autres méthodes, que nous avons eu l'occasion d'employer et de comparer l'une à l'autre.

Nous traiterons sous deux chefs distincts l'étude de l'Écrevisse et celle de différents Insectes.

Ecrevisse. — Notre attention a été attirée sur le système nerveux de l'Écrevisse par les beaux travaux de Retzius, et en particulier par les planches à grande échelle où cet auteur a figuré les cellules et les fibres contenues dans les différents ganglions de ce Crustacé. On ne peut s'empêcher, à l'examen de ces planches, de faire la supposition qu'elles présentent en quelque sorte une beauté toute schématique. Mais si on s'astreint à répéter les expériences de Retzius, en suivant pas à pas la marche qu'il a pris soin d'indiquer, on ne

tarde pas à obtenir des préparations à peu près équivalentes aux siennes.

Les colorations que j'ai obtenues sur les ganglions de l'Écrevisse rappellent d'une manière frappante celles qui sont figurées par Retzius, et si en général elles sont plus pauvres en détail, cela tient évidemment à ce que les figures de Retzius sont des synthèses où il a réuni les faits recueillis au moyen de nombreuses séries de préparations.

Il est important d'ajouter tout de suite que si on traite les mêmes ganglions par la méthode de Viallanes, on obtient des résultats qui sur certains points confirment les précédents, et sur d'autres points sont en désaccord. Le premier point qui frappe en regardant une préparation par le bleu de méthylène, c'est que les éléments colorés par le bleu, les cellules et les fibres, laissent entre eux des espaces vides, et ne sont point juxtaposés, contigus, serrés les uns contre les autres. Les ganglions dessinés par Retzius, qui sont loin d'être remplis par les éléments histologiques, ne font que reproduire exactement ce que l'on voit au microscope. Or, si l'on examine, dans le but de faire une comparaison, un ganglion traité par la méthode de Viallanes, et débité en coupes minces, on constate qu'au contraire les cellules nerveuses sont contiguës, en contact direct les unes avec les autres et souvent même se déforment par pression réciproque; ce que nous disons des cellules, on peut le répéter des fibres. L'aspect de l'ensemble des éléments est donc tout autre dans les deux genres de préparation, et comme il va sans dire qu'on doit accorder plus de créance à une préparation permanente et très fine, qu'à l'aspect *in toto* d'un ganglion vu par transparence et contenant des colorations fugitives, on est amené logiquement à cette conclusion que dans la méthode d'Ehrlich tous les éléments nerveux ne sont point colorés; on constate du reste dans les meilleures préparations que quelques-uns des éléments sont colorés très vivement, et d'autres le sont avec moins d'intensité; il est naturel d'ajouter qu'un grand nombre doivent rester incolores.

Un autre fait qui appartient au même ordre d'idées mérite d'être signalé ici. Lorsqu'on examine des coupes des centres nerveux d'Écrevisse traitées par la méthode de Viallanes, on remarque que la plupart des cellules volumineuses sont groupées par deux; elles sont juxtaposées, et dirigent dans le même sens leur faisceau de

fibres; les deux faisceaux restent accolés l'un à l'autre en traversant la substance ponctuée du ganglion. Or, cette disposition si caractéristique n'est signalée nulle part dans les figures de Retzius.

De cet ensemble de faits, je crois pouvoir conclure que la méthode du bleu de méthylène ne donne pas une notion complète sur le contenu d'un ganglion nerveux; elle colore seulement une partie des éléments, ce qui a précisément pour résultat de donner des images claires et frappantes, et d'aspect un peu schématique. Pour cette raison, on ne doit se contenter en aucun cas de décrire un ganglion en employant cette seule technique.

Nous arrivons maintenant au point important : au mode de terminaison des cylindres-axes émanés des cellules nerveuses. Nous n'avons réussi à suivre, soit par la méthode d'Ehrlich, soit par la méthode de Viallanes, que les fibres émanées des plus grosses cellules. Or, ces deux méthodes nous ont montré que la grande majorité des fibres nerveuses pouvant être suivies se rendent dans les connectifs et passent de là, très probablement, dans un ganglion voisin. Nous avons pu suivre un prolongement cylindre-axile émané d'une cellule du quatrième ganglion abdominal : ce prolongement traverse, d'avant en arrière, sans s'y arrêter, les connectifs, le cinquième ganglion abdominal, et vient se perdre (?) dans le dernier ganglion abdominal.

Insectes. — Nous avons traité par la méthode d'Ehrlich un grand nombre de systèmes nerveux d'Insectes; nous avons fait principalement une étude détaillée du système nerveux de la Blatte (les deux espèces, *Blatta germanica* et *Blatta orientalis*) en employant des injections de solution à 1/100. Après cinq ou six heures, l'animal est sacrifié, et son système nerveux est examiné dans la glycérine.

Pour l'étude du ganglion d'Insecte au moyen de la méthode d'Ehrlich, la présence des trachées constitue un sérieux obstacle, et empêche souvent de connaître le trajet exact des fibres nerveuses.

Les trachées ne se colorent point par le bleu de méthylène comme le font les fibres nerveuses, et aucune confusion n'est possible de ce fait, confusion qui au contraire se produit assez facilement dans l'interprétation des coupes après fixation par l'acide osmique. Les inconvénients qui naissent de la présence des trachées viennent de ce que les trachées recouvrent le ganglion et forment écran; les gros troncs trachéens sont situés à l'émergence des nerfs, et se répandent de là sur la surface externe du ganglion.

Un grand nombre de cellules conjonctives se trouvent en contact direct avec les trachées, embrassent le tronc de ces trachées ou sont placées à califourchon entre deux branches.

Nous résumerons les observations que nous avons faites sur les nerfs, les connectifs et les cellules.

Nerfs. — L'étude des ganglions de la chaîne abdominale montre d'abord un fait général qui reste peu visible dans les coupes en série; c'est que chaque nerf abdominal se divise nettement, après son entrée dans le ganglion, en deux racines : l'une de ces racines se rend dans le ganglion même, où le faisceau nerveux se résout en fibrilles; l'autre faisceau ne fait que traverser ce ganglion et remonte dans les connectifs pour se rendre dans les ganglions placés antérieurement. Cette disposition importante se répète dans tous les ganglions de la chaîne abdominale, le dernier compris; nous n'avons jamais rencontré de faisceau ayant un trajet inverse, et se rendant du nerf abdominal du quatrième ganglion par exemple au cinquième ganglion.

Dans la figure 1 (texte), et qui représente le dernier ganglion abdominal de la grande Blatte, on peut voir que l'un des nerfs a deux racines, dont l'une se dirige vers l'intérieur du ganglion, et dont l'autre remonte par les connectifs. Le dessin de n'importe quel ganglion abdominal nous montrerait la même distribution de deux racines.

Dans les ganglions thoraciques, la distribution des racines des nerfs à l'intérieur des ganglions présente une particularité curieuse; les racines de deux nerfs voisins se croisent à angle droit, et forment une sorte de treillis dont on voit nettement les différents plans, en mettant au point avec le microscope pour des hauteurs différentes (fig. 2 du texte).

Le calibre des nerfs varie beaucoup; il en est quelques-uns qui sont très grêles, d'autres sont plus volumineux; leur calibre ne reste pas constamment le même. Quelques nerfs périphériques, après avoir pénétré dans le ganglion, s'y épaississent et se terminent en massue. Ayant rencontré cette apparence à plusieurs reprises chez des animaux différents, nous croyons devoir la signaler, mais nous ne sommes pas en mesure de l'interpréter.

Connectifs. — Un grand nombre de connectifs, le plus grand nombre, traversent les ganglions dans le sens antéro-postérieur sans s'y arrêter; c'est ce que l'on voit nettement dans les ganglions

abdominaux; quelques-uns des connectifs, comme nous l'avons déjà dit, se rendent dans les nerfs périphériques du thorax et de l'abdomen; ces connectifs proviennent de ganglions antérieurs. Quelques connectifs se croisent dans l'intérieur du ganglion, de sorte que celui de droite passe dans le connectif gauche et celui de gauche dans le connectif de droite (fig. 2 du texte).



Fig. 1. — Dernier ganglion abdominal de *Blatta orientalis*.

Enfin, on peut remarquer que certains connectifs doubles se réunissent sur la ligne médiane pour former un tronc unique (fig. 10, pl. I), disposition dont on trouve l'équivalent dans le système nerveux de l'Écrevisse.

Le mode de terminaison exact des connectifs dans l'intérieur des ganglions est difficile à déterminer; dans certaines préparations (fig. 2 du texte), on voit des nerfs de grande dimension qui se terminent brusquement; d'autres nerfs se terminent par des ramifications très fines. La question est de savoir si ce sont là des termi-

naisons véritables au moyen d'extrémités libres, ou si la continuation de la fibre ne se fait pas par une partie restée incolore, et par conséquent invisible. Les défiances que nous avons exposées relativement à la méthode d'Ehrlich trouvent ici leur justification.

Cellules. — Les cellules nerveuses se colorent en bleu postérieurement à la coloration des fibres, et il n'est pas rare d'obtenir des préparations où les fibres seules sont colorées; pour donner une

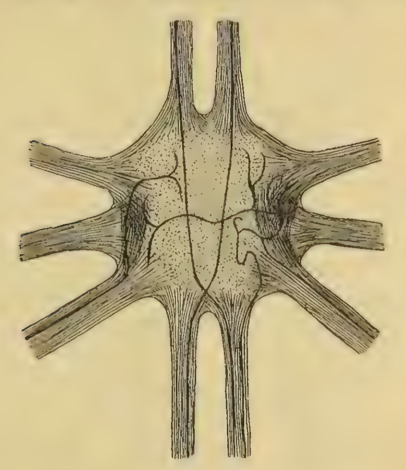


Fig. 2. — 3e ganglion thoracique de *Blatta orientalis.*

idée de ces préparations, nous avons représenté dans le texte (fig. 2) le dernier ganglion thoracique de la Blatte, en supprimant les cellules nerveuses.

La cellule nerveuse se colore en bleu pâle, le noyau en bleu plus foncé; en général, le nucléole est peu apparent. La cellule est en général piriforme; l'extrémité effilée se continue avec le cylindre-axe, qui présente un calibre régulier, sans épaississement sur un point quelconque de son trajet. Ce cylindre-axe émet latéralement, de place en place, de petits rameaux très fins, dont les extrémités sont difficiles à suivre. En général, on ne peut suivre exactement le cylindre-axe que dans les cellules de grande dimension.

On voit avec la plus grande netteté les cylindres-axes de ces cel-

lules nerveuses se continuer dans les nerfs périphériques (voir fig. 1 du texte, et fig. 10, pl. I): cette dernière figure présente un grossissement d'une partie de la figure 1 : très nettement on y voit une cellule volumineuse dont le prolongement, après avoir décrit un demi-cercle, se rend dans un nerf périphérique.

Quant à la question de savoir si le prolongement d'une cellule s'anastomose ou non avec le prolongement d'une autre cellule, nous ne pouvons apporter aucun document nouveau. Nous n'avons jamais vu une semblable anastomose.

Les cellules de petite dimension forment, en certains points bien délimités des ganglions, de petits groupes auxquels se rendent et parmi lesquels aboutissent des nerfs périphériques (voir fig. 1, où nous avons représenté un de ces groupes de petites cellules). Il nous a semblé que le nerf périphérique ne présente pas de connexion directe avec ces petites cellules; en examinant la région avec de forts grossissements, on y aperçoit un écheveau compliqué de fibrilles dans lesquelles les petites cellules sont logées; mais on ne démêle pas cet écheveau. Nous ne sommes donc pas en mesure d'éclairer le mode de rapport des petites cellules avec les nerfs périphériques.

DEUXIÈME PARTIE

ANATOMIE MICROSCOPIQUE

I

DESCRIPTION GÉNÉRALE DU SYSTÈME NERVEUX SOUS-INTESTINAL DES INSECTES

Pour avoir une idée d'ensemble sur la structure interne des ganglions sous-intestinaux, il est utile de jeter un coup d'œil sur une coupe orientée de telle sorte qu'elle contienne tous les ganglions de la chaîne. La figure 11 (pl. II) satisfait à ces conditions, en reproduisant une section horizontale des ganglions thoraciques et abdominaux du Hanneton.

En avant s'isole une première masse, le premier ganglion thoracique; le second ganglion thoracique et le troisième sont soudés;

semblablement, la longue masse abdominale est soudée directement à ces deux ganglions thoraciques.

Les éléments cellulaires occupent la périphérie de l'organe, où ils forment, suivant les points, une ou plusieurs couches; la région centrale du ganglion est occupée par la substance ponctuée, qui en représente la plus grande partie ; en certains points, qui ne se rencontrent pas sur notre coupe, la substance ponctuée vient en contact direct avec la membrane conjonctive du ganglion.

Cette disposition de la substance ponctuée par rapport aux cellules ganglionnaires se retrouve dans les cérébroïdes de l'Insecte, qui présentent toujours une substance ponctuée centrale garnie d'un revêtement cellulaire. A ce point de vue, les cérébroïdes et le système nerveux sous-intestinal sont construits d'après le même plan; différence à noter avec le système nerveux des Vertébrés, chez lesquels les fibres et les cellules ne présentent pas la même répartition anatomique dans la moelle épinière et dans le cerveau. Du reste, l'étude approfondie des ganglions sous-intestinaux des Insectes montre des analogies nombreuses entre ces organes et les cérébroïdes; et les différences qu'une comparaison suivie révèle en eux n'empêche pas de leur reconnaître une unité de plan de structure. Au contraire, chez les Vertébrés, la différenciation qui s'est opérée entre le cerveau et la moelle est si considérable qu'elle rend douteuse toute tentative d'homologation.

Notre but, dans ces études, est de présenter ce qu'on peut appeler l'anatomie microscopique de la substance ponctuée. En quoi consiste cette étude ?

Elle consiste à suivre les nerfs qui pénètrent dans le ganglion, et à décrire le nombre, la direction et la terminaison de leurs racines ; elle consiste en second lieu à connaître le trajet intra-ganglionnaire des connectifs qui vont d'un ganglion à l'autre ; et en troisième lieu, il nous faudra voir si la substance ponctuée forme, dans l'intérieur du ganglion, des masses distinctes, de véritables organes auxquels on peut décrire un contour, et qui sont reliés aux organes symétriques ou simplement voisins par des commissures. C'est une morphologie qui se suffit en quelque sorte à elle-même, et qui est distincte de la physiologie; on peut se proposer de connaître la manière dont la substance ponctuée est répartie en lobes et en lobules dans l'intérieur d'un ganglion, sans se préoccuper de savoir le rôle joué par chacune de ces parties.

C'est là du reste le but unique auquel l'anatomie du cerveau chez les Insectes a prétendu jusqu'ici.

Le premier fait que démontre l'examen microscopique de la substance fibrillaire a une portée générale : c'est que chaque ganglion du système sous-intestinal présente, à peu de chose près, la même disposition intérieure. Il est peut-être difficile de se convaincre de cette disposition en se bornant à étudier une seule coupe horizontale; cependant on peut voir, dans la région abdominale notamment, des dispositions de substance ponctuée qui figurent par leur ensemble une sorte d'échelle, et qui se répètent d'un ganglion à l'autre. Si on examine patiemment une série de coupes transversales, on voit aussi un retour régulier des mêmes formes.

Par conséquent, la connaissance de l'organisation d'un ganglion permet de savoir combien il existe de ganglions fusionnés dans une masse en apparence unique ; les anatomistes ont pu faire déjà cette analyse pour les cérébroïdes des Insectes, qui sont formés par la réunion de trois ganglions, portant les noms de protocérébron, deutocérébron et tritocérébron, et qui innervent les trois zoonites dont la tête de l'Insecte est formée. Nous pourrons faire cette même analyse pour les autres parties du système nerveux, notamment pour le ganglion sous-œsophagien, qui résulte de la soudure de trois ganglions.

Soudure n'est point fusion; en réalité, deux ganglions successifs ne se fusionnent point, ils restent distincts, ils conservent chacun sa structure propre; mais ils peuvent se rapprocher et faire directement suite l'un à l'autre, avec suppression des connectifs.

Parfois, cependant, il se produit une légère complication, dont il faut être averti pour ne pas commettre une erreur d'interprétation; certaines parties d'un ganglion chevauchent sur le ganglion subséquent, de sorte que sur une même coupe transversale on peut rencontrer des structures appartenant à des ganglions différents. Nous donnerons plusieurs exemples de cette complication. On la rencontre principalement chez les types dont le système nerveux est fortement condensé, par exemple chez les Diptères; les lobes cruraux se prolongent en arrière de la limite du ganglion auquel ils appartiennent, et ils s'étendent sur les côtés des ganglions subséquents; mais ils ne se soudent point avec ces derniers.

Les considérations précédentes sur l'autonomie des ganglions

ont pour effet d'enlever quelque importance à un caractère anatomique du système nerveux des Insectes, sur lequel M. Émile Blanchard a longuement insisté dans ses beaux travaux; ce caractère, c'est la longueur des connectifs. M. É. Blanchard a essayé de fixer les affinités des groupes d'Insectes et d'établir, ou du moins de consolider, leur classification, en prenant en considération le degré variable de condensation que présentent les ganglions de la chaîne nerveuse. Quelle que soit la portée de ce caractère au point de vue de l'affinité des espèces, il est incontestable que ce caractère n'influe point sur l'organisation interne des ganglions, puisque ceux-ci conservent toujours la même organisation, qu'ils soient rapprochés ou éloignés les uns des autres.

II

ORGANISATION D'UN GANGLION THORACIQUE

I. — Il serait bien inutile de décrire les uns après les autres tous les ganglions de la chaîne; ce serait s'exposer à des répétitions fastidieuses; nous nous bornerons à la description de trois ganglions types, un ganglion du thorax, un ganglion de l'abdomen, et le ganglion sous-œsophagien. Nous commencerons par le thorax.

Les descriptions qui suivent ont trait à un Mélolonthien de petite taille, le *Rhizotrogus solstitialis*.

Le premier ganglion thoracique, chez le *Rhizotrogus*, n'émet qu'un seul nerf important, le nerf crural, qui innerve les pattes antérieures, et qui fournit en outre des branches aux muscles des parois du corps. Le second ganglion thoracique et le troisième possèdent, outre leur nerf crural, un nerf pour les élytres et pour les ailes; ils présentent, par conséquent, une organisation un peu plus compliquée; nous choisirons l'un d'eux pour notre description; tout ce qui suit s'applique au second ganglion thoracique du *Rhizotrogus*.

Trois dessins schématiques (dans le texte) serviront à donner une première idée sommaire de l'organisation interne du ganglion; ces trois dessins représentent trois coupes faites suivant les trois dimensions de l'espace; la figure 3 est une coupe transversale, pratiquée perpendiculairement à l'axe principal ou longitudinal

du corps de l'Insecte. La figure 4 est une coupe longitudinale pratiquée parallèlement aux flancs. La figure 5 est une coupe horizontale pratiquée parallèlement à la face ventrale.

L'orientation de ces coupes ne présente point les mêmes diffi-

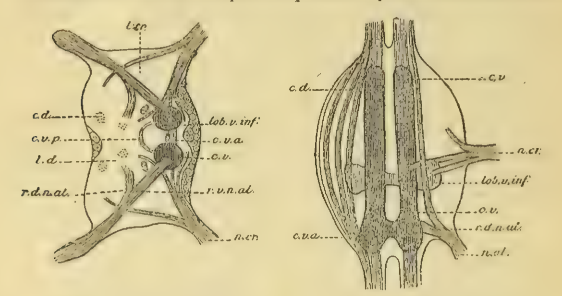


Fig. 3. — Coupe transversale.

Fig. 5. — Coupe horizontale.

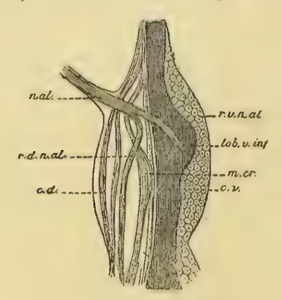


Fig. 4. — Coupe longitudinale.

c. v. Colonne ventrale. — *n. cr.* Nerf crural. — *n. al.* Nerf alaire. — *l. d.* Lobe dorsal. — *l. v.* Lobe ventral. — *l. cr.* Lobe crural. — *r. d. n. al.* Racine dorsale du nerf alaire. — *r. v. n. al.* Racine ventrale du nerf alaire. — *lob. v. inf.* Lobule ventral inférieur. — *c. v. a.* Commissure ventrale antérieure. — *c. v. p.* Commissure ventrale postérieure. — *c. d.* Connectifs dorsaux. — *m. cr.* Mamelon crural.

cultés que l'orientation des coupes à travers la masse céphalique; en effet, le système nerveux sous-intestinal est placé, chez le *Rhizotrogus*, au-dessous du tube digestif, et appartient à un plan sensiblement horizontal; il suffit donc de définir la position de l'Insecte pour comprendre l'orientation de la coupe. Au contraire, les cérébroïdes n'ont pas la même fixité de position; ils font avec la

chaîne nerveuse un angle dont la valeur change avec les espèces; et pour que la coupe passe à travers un des axes principaux des cérébroïdes, il faut tenir compte du degré de courbure céphalique.

Les figures 3, 4 et 5 ne représentent point des coupes isolées, mais des synthèses de coupes; sur chacune d'entre elles nous avons dessiné en projection, autant que cela nous a été possible, toutes les structures que l'on rencontre dans la série de coupes faites dans un même sens; ainsi la figure 4 est la synthèse de toutes les coupes longitudinales. Chacune de ces figures représente à peu près ce qu'on apercevrait si le ganglion était rendu, par hypothèse, parfaitement transparent, et qu'on le regardât dans une direction donnée; par en haut pour la coupe horizontale, par le côté pour la coupe longitudinale, et par la face antérieure pour la coupe transversale.

Nous avons simplifié quelques-unes des structures, afin de rendre le dessin facile à comprendre; ce n'est, il faut bien le savoir, qu'un dessin schématique.

En voici la description abrégée.

Le ganglion thoracique est formé par la réunion de trois lobes; un lobe dorsal, impair et médian, un lobe ventral, impair et médian, et un lobe crural, latéral et double.

Déjà, en examinant la figure 11 (pl. II), on a pu reconnaître que ce qui distingue le plus nettement les ganglions thoraciques des abdominaux, c'est leur développement dans le sens transversal; ce développement est dû, en majeure partie, à la présence des lobes cruraux.

Aucun de ces trois lobes n'est séparé des autres par une limite distincte et continue; mais on reconnaît leur position notamment sur la coupe transversale 3 (texte).

Le lobe ventral contient un organe très important, la *colonne ventrale*; elle est formée de deux masses de substance ponctuée très dense; ces deux masses ont une forme allongée, vaguement cylindrique, et elles s'étendent dans le sens antéro-postérieur. La figure 3 (texte) les présente en coupe, la figure 5 (texte) les montre vues d'en haut, et la figure 4 (texte) en présente la face latérale. Dans leur portion antérieure, les deux colonnes sont réunies par une large commissure, qui a été figurée sur les coupes 3 et 5. C'est la *commissure ventrale antérieure*. Il existe une seconde commissure, en arc, qui réunit les deux colonnes; elle est située en

arrière de la précédente; elle est indiquée seulement sur la coupe 3; c'est la *commissure ventrale postérieure.*

Des deux extrémités des colonnes ventrales partent des faisceaux de fibres qui se rendent dans les ganglions voisins; ce sont les *connectifs ventraux.*

Sur un plan horizontal un peu inférieur à la colonne ventrale, se trouve le *lobule ventral inférieur*, formé de deux masses de substance ponctuée qui sont réunies l'une à l'autre par des fibres transverses. On trouve cette formation indiquée d'abord dans la figure 3, en dessous de la colonne ventrale; dans la figure 5, elle apparaît sous la forme d'un croissant, sur lequel reposent les deux colonnes; et enfin cette même masse figure dans la coupe 4, où elle affecte la forme d'une saillie, d'un coude de la colonne ventrale.

Un dernier détail, et la description du lobe ventral est terminée. La face supérieure de la colonne ventrale est longée par des fibres nombreuses auxquelles nous donnons le nom de *connectifs ventraux supérieurs*, car elles se continuent dans les ganglions subséquents.

Considéré dans son aspect général, le lobe ventral est celui où la substance ponctuée présente la structure la plus dense et la plus fine; lorsqu'on fixe le ganglion d'une manière uniforme par l'acide osmique, le lobe ventral est la région qui prend la coloration la plus intense.

Le lobe dorsal est constitué par une substance fibrillaire, qui ne présente aucun caractère particulier, et qui est d'une texture plus lâche que celle du lobe ventral. Cette région dorsale est traversée par un grand nombre de connectifs qui portent le nom générique de *connectifs dorsaux.* — Sur la figure 3, on les voit en coupe; ils ont été représentés d'une manière toute conventionnelle sur la figure 5, où, pour ne pas compliquer le dessin, on les a indiqués d'un côté seulement, du côté gauche, et même on les a rejetés un peu en dehors de la ligne médiane; cette figure sert simplement à montrer que les connectifs dorsaux traversent le ganglion dans le sens antéro-postérieur.

On peut mieux les comprendre sur la figure 4; ils y apparaissent superposés, et on reconnaît de suite qu'il en existe trois, le connectif dorsal supérieur, le moyen et l'inférieur. Le supérieur longe le bord dorsal du ganglion; le moyen est situé un peu au-dessous, et l'inférieur traverse une masse de substance fibrillaire, le *mamelon latéral*, dont nous aurons à parler dans un instant.

Il est à noter que chacun de ces connectifs dorsaux est pair; les deux connectifs de même niveau traversent le ganglion dans le sens antéro-postérieur, en restant à peu près parallèles. Le connectif dorsal moyen n'est pas double, mais quadruple.

Les deux lobes que nous venons de décrire, le lobe dorsal et le lobe ventral, se continuent latéralement avec le lobe crural; ce dernier lobe, qui reçoit les principales fibres du nerf crural, et n'existe point dans les ganglions abdominaux (les zoonites abdominaux étant apodes), présente un épaississement de sa région ventrale, où la substance fibrillaire prend un caractère analogue à celle du lobe ventral; et peut-être devrons-nous conclure de cette analogie de structure à une analogie de propriétés physiologiques; on peut donner à cette portion épaisse, mal délimitée, du lobe crural, le nom de *masse crurale inférieure*. Nous ne l'avons pas représentée dans nos dessins du texte.

Au-dessus, s'isole imparfaitement une autre petite masse, dans laquelle plongent les connectifs dorsaux inférieurs; cette masse, par laquelle le lobe crural fait en quelque sorte saillie dans le lobe dorsal, a reçu de nous le nom de *mamelon latéral*.

Telles sont les dispositions qu'affecte la substance ponctuée dans l'intérieur d'un ganglion nerveux. Il nous reste à indiquer, pour terminer cette description sommaire, le trajet du nerf des pattes et du nerf des ailes après leur pénétration dans le ganglion.

Le nerf crural aborde le ganglion à l'union de sa face latérale et de sa face ventrale; la plupart de ses racines se perdent dans la substance fibrillaire du lobe crural; quelques-unes, assez grêles, et entremêlées de trachées, paraissent se rendre dans le lobe dorsal, mais on ne peut pas les suivre longtemps; elles ont été figurées dans la coupe 3; d'autres, plus volumineuses, se rendent dans le lobule ventral inférieur et dans la colonne ventrale (coupe 3 et 5); ces racines ventales sont plus fines que les dorsales et l'osmium les noircit fortement.

Le nerf des ailes, ou plutôt le nerf élytral, se distingue à première vue du nerf des pattes par l'absence d'un lobe spécial qui lui serait affecté. Il pénètre dans le ganglion à l'union de la face dorsale et de la face latérale; aussitôt après sa pénétration, il donne une très mince racine dorsale, qui n'est peut-être pas constante, car nous n'avons pas pu l'observer avec certitude chez tous les types de Coléoptères que nous avons étudiés. Cette racine contourne la face

dorsale du ganglion et s'y perd; elle est accompagnée de trachées. Puis le tronc du nerf alaire s'enfonce obliquement en bas et en dedans, et se divise en deux racines qui paraissent d'importance à peu près égale; l'une d'elles se dirige directement vers la colonne ventrale, c'est la *racine ventrale du nerf alaire*; elle est indiquée sur la coupe transversale, qui est particulièrement favorable à son étude; on la retrouve aussi sur les deux autres coupes.

L'autre racine a un trajet assez curieux; à peine formée, elle décrit une courbe à concavité supérieure, et se dirige de bas en haut et d'avant en arrière; elle est destinée au lobe dorsal, dont elle traverse une certaine longueur; on voit, sur la coupe 3, la manière dont elle se détache de la racine ventrale; on peut se rendre compte de son trajet soit sur la coupe 4, soit encore mieux sur la coupe 5. Nous donnerons à cette racine le nom de *racine dorsale inférieure;* son volume indique qu'elle est beaucoup plus importante que la *racine dorsale supérieure.*

La substance fibrillaire, dont nous venons d'indiquer l'organisation, est revêtue, comme nous l'avons dit déjà, d'une couche de cellules ganglionnaires; ces cellules, qui appartiennent au type unipolaire, se groupent en certains points en lobules; elles émettent des prolongements qui se réunissent en faisceaux, et on peut suivre ces faisceaux de fibrilles à une certaine distance dans l'intérieur de la substance ponctuée. Cette distance est généralement assez courte.

Les cellules ganglionnaires varient en nombre et en importance suivant les régions. Sur la face dorsale du ganglion, les cellules ganglionnaires sont peu nombreuses, et en revanche de grande dimension; elles sont très rapprochées de la ligne médiane, et dans certains cas nous n'en avons pu compter que six ou huit (par exemple dans le premier ganglion thoracique). Au contraire, sur les faces latérales et sur la face dorsale, elles deviennent très nombreuses et forment jusqu'à quatre ou cinq couches; elles présentent toutes les dimensions; il y en a de très petites; il y en a qui sont aussi volumineuses que celles de la région dorsale.

Pour terminer cette courte description, nous signalerons quelques analogies entre les structures que nous venons de signaler et celles d'autres organes et d'autres animaux. On peut comparer d'abord les ganglions de la chaîne aux cérébroïdes; en tenant compte de la courbure céphalique, on remarque que les cérébroïdes contiennent, comme les ganglions de la chaîne, une région dorsale

formée de substance ponctuée à texture lâche, et une région ventrale dans laquelle se dessinent des organes (les lobules olfactifs, une portion des corps pédonculés) qui contiennent une substance ponctuée plus dense, plus fine, et noircissant fortement sous l'influence de l'acide osmique. Il y a donc dans les cérébroïdes comme dans les ganglions de la chaîne, la même opposition entre la région supérieure et la région inférieure des ganglions. Nous nous sommes attaché pendant quelque temps à découvrir d'autres analogies, mais nous avons abandonné cette recherche, faisant la remarque qu'on n'est pas encore parvenu à homologuer le protocérébron avec le deuto et le tritocérébron, et que, par conséquent, puisque cette homologation fondamentale n'est pas encore faite, il est oiseux de chercher celles qui peuvent exister entre les ganglions du thorax et le cerveau. Notons qu'on a décrit dans les cérébroïdes des Insectes des cellules dites chromatiques, présentant une réduction considérable du corps protoplasmique. Ces cellules chromatiques ne se rencontrent en aucun point de la chaîne ventrale.

Comparant les ganglions des Insectes avec ceux des Crustacés, de l'Écrevisse par exemple, on retrouve dans ces derniers la même opposition de la région dorsale et de la région ventrale. La principale différence paraît consister dans la présence, chez l'Écrevisse, de tubes nerveux géants qui parcourent les ganglions et les connectifs en traversant la région supérieure du lobe dorsal; ces tubes nerveux géants, qui sont à rapprocher de formations analogues chez les Vers, n'ont point d'équivalents chez les Insectes.

II. — Après cette description, qui n'est en somme qu'une nomenclature rapide, nous allons chercher à faire une analyse plus détaillée. Nous commencerons par le lobe crural.

Lobe crural (*l. cr.*) — Il occupe les régions latérales du ganglion; il s'étend, de bas en haut, depuis la face ventrale jusqu'à la face dorsale (voir la coupe longitudinale 38, pl. III); il se rapproche un peu moins de la face ventrale et il en reste séparé par une ou plusieurs rangées de cellules; il en résulte que les premières coupes horizontales (celles qui se rapprochent le plus de la région ventrale) ne l'entament pas (voir fig. 48, pl. III, partie droite de la figure); mais dans le reste des coupes horizontales, il est représenté à tous les niveaux. Considéré dans le sens antéro-postérieur, il est plus large en haut qu'en bas.

Dans le sens transversal, il occupe environ les deux tiers externes de chaque moitié de ganglion (voir coupes transversales 14 à 20, pl. II). Sur sa face interne, il ne présente point de limites précises; il se confond en bas avec la substance fibrillaire de la colonne ventrale et en haut avec la substance fibrillaire de la région dorsale.

Points de pénétration (*p*.). — Les contours sont arrondis; ils sont interrompus par des échancrures livrant passage aux prolongements axiles des cellules ganglionnaires, qui se perdent dans sa substance; ces échancrures sont peu nombreuses et ont une situation à peu près constante. Il n'en existe point sur la face supérieure ni sur la face inférieure du lobule crural; elles sont distribuées sur les faces antérieure et postérieure du lobule.

Nous en comptons quatre, qui se voient facilement sur la série de coupes transversales. La coupe 14 (pl. II) montre les deux points de pénétration antérieurs, indiqués seulement sur la moitié droite de la figure; et les coupes 19 et 20 montrent les deux points de pénétration postérieurs [1].

Nous avons insisté quelque peu sur ces dispositions parce que l'étude comparée des autres ganglions nous en a montré l'importance; ces points de pénétration sont autant de points de repère qui servent à délimiter un ganglion, quand il se trouve soudé à d'autres.

Trachées (*tr*.). — Une des grandes difficultés qu'on rencontre dans l'étude des ganglions d'Insectes résulte de l'existence de nombreuses trachées qui pénètrent dans l'intérieur du ganglion, et qui parfois ont l'aspect de fibres nerveuses. Dans le second ganglion thoracique, le point le plus important de pénétration des trachées est le lieu d'origine du nerf crural; les trachées accompagnent ce nerf à son entrée; elles en occupent la région supérieure; une fois arrivées au contact du ganglion, la plus grande partie remonte en en contournant la surface, au-dessous de l'enveloppe conjonctive (coupe transv. 18, pl. II); et on voit, dans ce faisceau ascendant, des trachées qui, à différentes hauteurs, se séparent du faisceau et s'incurvent en plongeant dans la substance du lobule crural. On retrouve ces trachées en coupe sur toutes les coupes horizontales,

1. Dans les ganglions thoraciques de l'Écrevisse, on retrouve ce point de pénétration postérieur, et on peut suivre les prolongements axiles des grosses cellules situées en cette région; les prolongements pénétrant dans la moitié droite du ganglion passent dans la moitié gauche, au niveau de la région dorsale.

à partir de celles où se fait l'émergence du nerf crural (coupe horiz. 51, pl. III), et on voit qu'elles font sur le côté du ganglion une saillie arrondie; cette saillie diminue d'importance à mesure que les coupes horizontales se rapprochent de la face dorsale; cette diminution de grandeur tient à ce que des trachées comprises dans le faisceau ascendant s'en séparent pour plonger obliquement dans le lobule crural.

Fibres crurales inférieures (*f. c. i.*). — Des fibres, dont la direction générale est antéro-postérieure, passent au-dessous de la face ventrale du lobule crural comme une sangle; on les voit bien sur les coupes horizontales (fig. 48, pl. III). Nous en ignorons la nature; ce sont peut-être des fibres nerveuses, peut-être des fibres conjonctives. Quoi qu'il en soit, ces fibres qui entourent la face ventrale du lobule crural ont pour effet d'isoler cette face, qui ne se laisse point pénétrer, comme les faces latérales du lobule, par les prolongements axiles des cellules ganglionnaires. Nous trouverons une disposition analogue, quand nous étudierons la colonne ventrale.

Mamelon latéral (*m. l.*). — Le lobule crural n'est point formé d'une substance homogène; sur des coupes longitudinales, on remarque que la substance fibrillaire a un aspect plus dense et plus foncé vers la région ventrale; mais cette région est indistincte sur les coupes longitudinales les plus périphériques, et c'est à mesure qu'on se rapproche de la ligne médiane qu'on commence à apercevoir des organes bien délimités; nous en sigalerons deux : le mamelon latéral et la masse crurale inférieure.

Le *mamelon latéral*, d'abord très indistinct (fig. 38 à 40, pl. III), se détache peu à peu de la colonne crurale placée en dessous, et n'y adhère plus que par une atmosphère fibrillaire; il a, à ce niveau et sur cette coupe, une forme ovoïde à grand axe antéro-postérieur; il sert de relai à un grand nombre de fibres, qui appartiennent au connectif ventral inférieur; on voit nettement les fibres les plus inférieures de ce connectif plonger superficiellement dans la masse du mamelon latéral (fig. 40, pl. III). Ceci se passe en un point qui sert de limite entre le lobule crural et le lobule dorsal.

Masse crurale inférieure (*m. c. i.*). — Nous donnons ce nom à un épaississement de substance fibrillaire qui occupe la région ventrale du lobe crural (fig. 38 et 39, pl. III), et qui rejoint la colonne ventrale, sans qu'on puisse fixer exactement le point où elle finit.

Cette colonne crurale est beaucoup moins bien délimitée et individualisée que la colonne ventrale. La fusion est complète entre ces deux organes sur les coupes transversales 17 et 18, pl. II.

Colonne ventrale (*c. v.*). — Elle présente sur les coupes transversales une section vaguement circulaire; on la reconnaît de suite à la couleur foncée qu'elle a prise sous l'influence de l'acide osmique. Ses limites supérieures sont généralement peu marquées; elle est entourée d'une atmosphère fibrillaire de dimensions indécises; latéralement, à certains niveaux (coupes transv. 17 et 18, pl. II) elle se confond avec la masse crurale inférieure; en bas, elle est en relation avec les cellules ganglionnaires de la périphérie.

La colonne ventrale et ses annexes ont une structure fibrillaire qui est remarquable par sa densité, son homogénéité et sa finesse. Ces caractères avaient frappé les anciens observateurs qui avaient donné à ces parties le nom de *masses médullaires*. M. de Nabias a remarqué que des caractères de ce genre appartiennent spécialement aux trames fibrillaires des régions sensorielles (*op. cit.*, p. 9) et que leur homogénéité et leur finesse peuvent s'expliquer de la manière suivante : les fibrilles sont d'une finesse extrême parce qu'elles proviennent de cellules sensitives qui sont elles-mêmes très petites. Nous montrerons bientôt qu'il y a en effet des raisons pour admettre que la colonne ventrale est une région sensitive.

Commissures entre les deux colonnes. — Sur la plus grande partie de leur longueur (voir coupes transv. 13 à 21, pl. II), les deux colonnes restent distinctes l'une de l'autre, séparées le plus souvent par des fibres et des cellules conjonctives et parfois par les prolongements axiles de cellules nerveuses; mais en deux points importants, la communication se fait entre les deux colonnes. Pour avoir une idée exacte de ces commissures, il faut se rappeler que le ganglion est divisé en deux parties, l'une antérieure, l'autre postérieure par une colonne conjonctive; quelque peu difficile à reconnaître sur une série de coupes horizontales, cette colonne conjonctive passe en plein par la coupe transversale 18, et divise de haut en bas le lobe dorsal et le lobe ventral. Or si l'on compare les commissures de la colonne ventrale dans ces deux régions antérieure et postérieure qui sont établies et délimitées par la colonne conjonctive, on remarque que la forme, la position et l'importance de ces commissures sont bien différentes. Dans la région postérieure

on ne rencontre qu'une seule commissure, assez grêle, qui décrit un arc de cercle au-dessus des deux colonnes; c'est la *commissure postérieure de la colonne ventrale* (coupe transv. 19, pl. II); au contraire, dans la région antérieure, il en est tout différemment; les deux colonnes se trouvent fusionnées (coupes transv. 15, pl. II) de la façon la plus complète : c'est la *commissure ventrale antérieure*.

Connectifs ventraux (*co. v.*). — La colonne ventrale reçoit directement, par son extrémité antérieure, des fibres nerveuses qui proviennent de la colonne ventrale du ganglion prothoracique. Ces fibres, pour la plupart, se perdent dans la substance très dense de la colonne; elles établissent une relation entre les colonnes ventrales des diffé rents ganglions; on les voit sur les coupes longitudinales 41 et 42, pl. III. On peut leur donner le nom de connectifs ventraux. Si l'on étudie les fibres composant le connectif qui unit deux ganglions successifs, par exemple le premier ganglion thoracique et le second, chez le *Melolontha*, on remarque de suite, sur une pièce fixée par l'acide osmique, que les fibres des connectifs ventraux (fig. 57, pl. III) se distinguent des autres fibres par une teinte plus foncée et une finesse plus grande des fibres. Nous n'avons pas pu retrouver ce caractère chez le *Rhizotrogus*.

Outre les connectifs ventraux, il existe un faisceau lâche de fibres, qui ne pénètrent pas dans la colonne ventrale, mais en parcourent d'avant en arrière la face supérieure.

Lobule ventral inférieur (*l. v. i*). — C'est une petite masse compacte de substance fibrillaire qui est située au-dessous de la colonne ventrale, dans la région antérieure du ganglion.

Examiné sur les coupes horizontales (fig. 48, pl. III), le lobule ventral inférieur apparaît comme deux masses latérales réunies par une commissure transverse, qui a presque autant d'importance que les deux masses latérales. Ce lobule paraît donc avoir particulièrement pour fonction de mettre en relation l'une avec l'autre les deux moitiés symétriques du ganglion. Sur une série de coupes longitudinales, on voit le lobule faire saillie sur le contour inférieur de la colonne ventrale, avec laquelle il est intimement soudé par sa face supérieure; on le trouve sur la coupe 42 (pl. III); sur la coupe longitudinale qui passe par la ligne médiane (coupe 43, pl. III) il est représenté par une section de sa commissure.

Ce sont les coupes transversales qui sont les plus favorables à son étude. On y voit que le lobule ventral inférieur vient s'adjoindre

à la colonne ventrale au point où les deux parties de celle-ci cessent d'être réunies par la commissure antérieure (fig. 15 et 16, pl. II). En outre, le lobule ventral inférieur y apparaît fusionné d'une part avec le lobule crural et d'autre part avec la colonne. La commissure du lobule ventral inférieur est formée de deux parties : l'une, antérieure, est surtout formée de fibrilles lâches; la seconde, postérieure, est constituée par de la substance ponctuée comme le lobule lui-même.

Lobe dorsal (*l. d.*). — Le lobe dorsal forme, avec les deux autres lobes ventral et crural, les trois grands lobes suivant lesquels nous avons divisé la substance fibrillaire centrale des ganglions thoraciques. Le lobe dorsal, ainsi que le lobe ventral, se trouve sur la ligne médiane, et il est divisé en deux parties symétriques par le plan antéro-postérieur du corps. Ajoutons que, toujours comme le lobe ventral, il entre dans le plan fondamental du ganglion, tandis que le lobe crural est accessoire et surajouté. Ce dernier point sera éclairci quand nous étudierons un ganglion abdominal.

Le lobe dorsal n'a point de limites continues, et de fait, il confond sur un très grand nombre de points sa substance avec celle des lobes voisins. Les quatre points de pénétration cellulaire le limitent sur les coupes transversales (voir notamment coupes 14 et 20) du lobe crural; vis-à-vis du lobule dorsal, nous prendrons comme limite conventionnelle un plan fictif passant horizontalement sur la surface supérieure des deux colonnes ventrales; tout ce qui se trouve au-dessus de ce plan appartiendra au lobe dorsal.

Le lobe dorsal est divisé, comme le lobe ventral, par une colonne conjonctive (coupe transv. 18, pl. II), en deux régions, dont l'une est antérieure et l'autre postérieure. Il est constitué par une substance fibrillaire beaucoup moins dense que celle du lobe ventral; sa face supérieure vient en contact avec l'enveloppe conjonctive du ganglion, et n'en est point séparée, comme la face inférieure du lobe ventral, par une ou plusieurs rangées de cellules ganglionnaires; on ne rencontre des cellules ganglionnaires que sur sa face antérieure et sur sa face postérieure; quant à sa face supérieure, elle en est dépourvue à peu près partout, excepté sur la ligne médiane, où l'on voit dans la région centrale quelques cellules d'assez grande dimension (coupe transv. 16, pl. II).

On pourrait conclure de ces dispositions que le lobe dorsal n'est point en relation aussi directe que les autres lobes avec la couche

de cellules ganglionnaires qui revêt la périphérie du ganglion. Mais cette conclusion serait erronée; car en réalité, un grand nombre des cylindres-axes qui font leur entrée dans la substance fibrillaire par les points de pénétration inférieurs ne sont point destinés aux lobes ventral et crural, mais se prolongent jusque dans le lobe dorsal.

Connectifs dorsaux (*c. d.*). — Ils peuvent être divisés en trois groupes : les supérieurs, les moyens, les inférieurs. Pour en avoir une bonne idée d'ensemble, surtout pour être convaincu de l'individualité de chacun de ces faisceaux, il faut jeter un coup d'œil

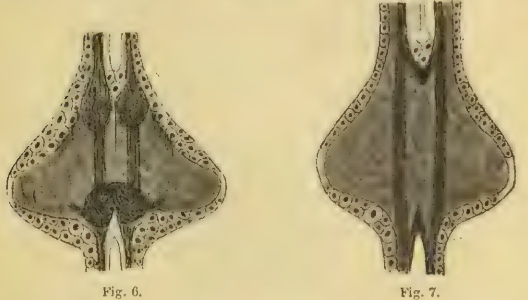


Fig. 6. Fig. 7.

Coupes horizontales du 1er ganglion thoracique du *Melolontha vulgaris*.

sur une série de coupes horizontales pratiquées dans le premier ganglion thoracique du *Melolontha*.

La figure 6 du texte passe au-dessous de ces connectifs, et intéresse les fibres lâches qui parcourent comme nous l'avons dit la face supérieure de la colonne ventrale. La figure 7 du texte montre les deux connectifs dorsaux inférieurs, qui se colorent fortement, et tranchent sur la substance ponctuée.

La figure suivante (fig. 8, texte) passe par une région caractérisée par un grand nombre de fibres commissurales, à direction transversale; ces fibres sont accompagnées de nombreuses trachées.

La figure 9, texte, contient les connectifs dorsaux moyens, qui sont doubles; et enfin, la figure 10, texte, nous montre les connectifs dorsaux supérieurs. Dans des préparations faites avec la liqueur de Flemming et colorées avec le plus grand soin, on arrive à fixer la coloration presque exclusivement sur ces faisceaux, qui alors se

détachent vivement sur le fond clair de la substance ponctuée.

La petitesse des ganglions du *Rhizotrogus*, où la substance nerveuse est en quelque sorte plus tassée que dans les ganglions du *Melolontha*, ne nous a pas permis de dissocier aussi nettement les



Fig. 8. Fig. 9.

Fig. 10.

Coupes horizontales du 1er ganglion thoracique du *Melolontha vulgaris*.

trois ordres de connectifs dorsaux; nous pouvons cependant, en examinant les coupes du *Rhizotrogus*, ajouter quelques détails importants à la description de l'un de ces connectifs, le connectif dorsal inférieur.

Les connectifs dorsaux inférieurs (*c.d.i.*), au nombre d'une paire seulement, traversent le ganglion d'avant en arrière, en restant à peu près dans le même plan longitudinal sur tout leur parcours; c'est du reste une disposition commune à presque tous les connectifs qu'on peut suivre dans les ganglions de la chaîne; nous n'en avons pas encore pu observer nettement un seul qui eût un trajet chiasmatique, c'est-à-dire qui, après avoir parcouru une des moitiés latérales du ganglion, continuât son trajet dans l'autre moitié [1].

1. Il existe dans les cérébroïdes des Insectes un chiasma des fibres optiques; mais les auteurs qui nous ont précédé, Yung, par exemple, ont constaté l'absence de

Si on suit le connectif dorsal inférieur à sa sortie du premier ganglion thoracique, qu'il quitte après avoir traversé un amas de substance fibrillaire, on le voit dessiner une courbe à concavité inférieure, de façon à passer au-dessus du nerf élytral, qui à ce niveau se trouve sur son trajet rectiligne et lui barre en quelque sorte le passage (fig. 40, pl. III). Après avoir contourné la surface supérieure et antérieure de ce nerf, le connectif traverse le ganglion d'avant en arrière, en décrivant une courbe de très grand rayon, à concavité supérieure; vers le milieu de son trajet, ce faisceau pénètre dans le mamelon latéral, où très probablement plusieurs de ses fibres viennent se terminer; nous n'avons pas à le suivre dans son trajet ultérieur; disons seulement que dans son parcours du troisième ganglion il présente les mêmes rapports de position; il passe au-dessus du nerf alaire et traverse le mamelon latéral. On peut même le suivre dans les ganglions abdominaux.

Les fibres composant ce faisceau ne sont pas toutes de même nature; sa partie supéro-interne est occupée par un faisceau plus condensé, qui noircit davantage sous l'influence de l'acide osmique. Il nous a paru probable que ce faisceau obscur présente des connexions différentes de celles du faisceau clair, mais il nous a été jusqu'ici impossible de les déterminer sûrement.

La coupe 51 (pl. III) qui est horizontale, est parcourue par les 2 connectifs dorsaux inférieurs.

Sur les coupes transversales 16 et 17, on discerne facilement le connectif dorsal inférieur, qui se présente sous la forme d'une coupe ovale, dont la moitié supérieure, plus foncée que le reste, correspond au faisceau sombre que nous avons décrit.

Au connectif ventral inférieur sont annexées deux commissures de dimension importante, qui servent très probablement à établir des relations non-seulement entre les deux connectifs, mais aussi entre les deux mamelons latéraux que ces connectifs traversent. Nous donnerons à ces deux commissures la désignation de *commissures transverses des deux connectifs dorsaux inférieurs;* la première, située dans la région antérieure du ganglion, s'appellera *commissure antérieure*, et la seconde, *commissure postérieure*. La commissure antérieure, *c. t. a* (fig. 17, pl. II), est formée par un

chiasma dans les ganglions ventraux. Grâce à la méthode d'Ehrlich, nous avons pu observer quelques fibres chiasmatiques dans les ganglions du thorax.

faisceau de fibrilles très fines qui unissent les deux connectifs, et semblent, en partie, se prolonger dans le lobe crural; le trajet exact de ces fibres nous paraît très difficile à suivre. La commissure postérieure, *c. t. p*,, se rencontre à peu près au même niveau que la commissure postérieure de la colonne ventrale, en réalité un peu en arrière; c'est pour diminuer le nombre de nos coupes que nous les avons représentées toutes deux au même niveau (fig. transv. 19, pl. II). Ces deux commissures, l'antérieure et la postérieure, se retrouvent sur une même coupe horizontale (fig. 51, pl. III), et forment, avec les deux connectifs ventraux inférieurs, dont elles paraissent partir, un quadrilatère de fibres, au centre duquel on remarque la coupe de plusieurs faisceaux ascendants de fibres. Nous devons dire que nous ne cherchons point à définir complètement ces structures complexes; les préparations que nous avons sous les yeux ne nous le permettent pas; nous nous contentons de décrire ici l'aspect optique de ces organes, aspect qui est trop caractéristique pour que nous puissions le passer sous silence.

III

LE NERF CRURAL ET LE NERF ALAIRE.

Le ganglion mésothoracique, ainsi que le ganglion métathoracique, émet deux nerfs, le nerf crural, qui se rend dans les pattes, et le nerf alaire, qui donne aux ailes la sensibilité et le mouvement. Ces deux nerfs sont les seuls qui, d'après la description anatomique de M. É. Blanchard, émanent du ganglion mésothoracique du *Melolontha*; et il en est de même pour le *Rhizotrogus*. Chez d'autres Coléoptères, le ganglion mésothoracique donne naissance à un beaucoup plus grand nombre de nerfs; chez le Carabe doré, par exemple, chez le Cérambyx, chez le Dytique, etc., ce ganglion émet, outre les deux nerfs crural et alaire, un certain nombre de filets nerveux, le plus souvent assez grêles, qui se rendent dans les masses musculaires des parois du corps, et méritent pour ce fait de prendre le nom de nerfs pariétaux. Cette différence entre le système nerveux périphérique du *Melolontha* et des autres Coléoptères que nous venons de nommer est plus apparente que réelle; les nerfs pariétaux existent chez le *Melolontha* et chez le *Rhizotrogus*, seulement ils n'ont point une origine distincte; leurs fibres s'unissent tant avec

celles du nerf alaire qu'avec celles du nerf crural; c'est ce qui ressort avec évidence des figures publiées par M. É. Blanchard. Nous trouvons dans cette disposition un exemple de coalescence analogue à celle qui se produit parfois dans les ganglions abdominaux, qui se rapprochent et semblent se fusionner en une seule masse sous une enveloppe conjonctive commune.

Nerf alaire (*n. al.*). — Le deuxième ganglion thoracique donne naissance — non pas précisément au nerf alaire, qui anime les ailes membraneuses, organes du vol, — mais au nerf élytral, c'est-à-dire au nerf de ces étuis cornés qui protègent comme des boucliers les ailes au repos; l'élytre ne sert point au vol, il n'est pas en état de vibration pendant le vol, il s'écarte simplement pour permettre le développement des ailes membraneuses.

Le nerf élytral pénètre dans le ganglion par les régions latérales de la face supérieure, c'est-à-dire par le point qui est le plus voisin de l'organe auquel il se rend, l'élytre. Il se dirige en bas et en dedans, sans pénétrer dans le lobule crural, dont il longe la face antérieure. On reconnaît cette position sur les trois séries de coupes. Le nerf pénètre sans se diviser jusqu'en un point compris entre le connectif ventral inférieur, qui passe au-dessus de lui, et la colonne ventrale. Nous étudierons le nerf alaire d'abord sur la série de coupes transversales. La coupe transversale 13, pl. II, nous montre le faisceau de fibres se divisant en deux branches, qui constituent les deux racines du nerf alaire. L'une de ces racines, qui paraît continuer la direction oblique et descendante du nerf, se dirige en ligne droite vers la colonne ventrale; c'est la *racine ventrale*. Elle aboutit vers le centre de la colonne ventrale. Le point exact où elle pénètre mérite d'être fixé; il est situé dans cette portion de la colonne ventrale qui est antérieure au lobule ventral inférieur (fig. 15, pl. II).

Chez le *Rhizotrogus*, chez le *Melolontha* et chez un grand nombre d'autres types, nous n'avons constaté qu'une seule racine ventrale; l'étude du Cerf-volant (*Lucanus cervus*) nous a montré que cette racine ventrale peut être double; elle est formée de deux branches, dont l'une se dirige vers le centre de la colonne ventrale, et l'autre un peu au-dessous. Nous ignorons si cette dualité des racines est un fait important, et surtout si elle existe d'une manière constante.

Au delà de la coupe transversale 14, on peut encore retrouver la

trace de cette racine sur les autres coupes, en examinant avec soin la colonne ventrale, qui présente une section de cette racine ; on a l'impression que la racine ventrale du nerf alaire, qui se prolonge ainsi dans toute la longueur de la colonne, occupe toute la substance ponctuée de cette colonne, à l'exclusion des racines des autres nerfs. Nous verrons tout à l'heure, en étudiant le nerf crural, une application de cette remarque.

Il existe une autre racine du nerf alaire, dont le trajet se fait principalement dans le lobe dorsal du ganglion ; nous l'appellerons *racine dorsale*, et nous ajouterons *inférieure*, pour la distinguer d'une troisième racine. La racine dorsale inférieure est très volumineuse, au moins autant que la racine ventrale ; elle se sépare de cette dernière à mi-chemin de son trajet, c'est-à-dire quand elle a atteint la région moyenne du ganglion ; elle s'en sépare brusquement ; on voit tout un faisceau de fibres à direction d'abord descendante, qui se rebroussent, qui décrivent un petit arc de cercle à concavité supérieure ; ces fibres, bien visibles sur la coupe transversale 14, pl. II, se dirigent vers la région dorsale du ganglion ; on les retrouve, mais avec un peu de difficulté, sur les coupes subséquentes de la même série.

Il existe une troisième racine, à laquelle nous donnons le nom de *racine dorsale supérieure* ; elle est extrêmement grêle et peu apparente ; nous ne l'avons pas retrouvée chez le *Rhizotrogus solstitialis* ; mais elle existe certainement chez d'autres espèces de *Rhizotrogus*, chez le *Melolontha* et un grand nombre d'autres Coléoptères. Cette racine se dirige vers la région supérieure de la région dorsale ; elle quitte le tronc du nerf alaire presque aussitôt après la pénétration de celui-ci dans la couche cellulaire du ganglion ; elle pénètre dans la substance ponctuée et en suit le contour périphérique ; on ne peut pas observer longtemps son trajet, pour deux raisons : elle est très grêle et elle est confondue avec un certain nombre de trachées, qui suivent à peu près la même direction.

En résumé, les coupes transversales nous montrent que le nerf alaire possède trois racines principales, par lesquelles ce nerf se met en communication avec toutes les régions du ganglion, sauf les régions latérales, qui sont réservées au nerf crurale.

Sur la série longitudinale (fig. 38 à 41, pl. III) l'on retrouve les deux racines principales du nerf alaire ; la racine dorsale supé-

rieure ne s'y reconnaît pas, sans doute parce que l'orientation de la coupe n'est pas favorable à l'étude de son trajet. La racine ventrale, d'abord, est visible sur la coupe 40, pl. III : on voit qu'elle fait un angle avec le tronc du nerf alaire, pour se diriger vers la colonne ventrale; cette légère inflexion était moins nettement visible sur les coupes transversales. On reconnaît également sur la coupe 40 que le point de pénétration de cette racine dans la colonne ventrale se fait un peu en avant du lobule ventral inférieur. Sur les ganglions plus volumineux que ceux du *Rhizotrogus*, sur ceux du *Melolontha* par exemple, nous avons pu nous convaincre que beaucoup de fibres de la racine ventrale du nerf alaire parcourent la colonne ventrale dans le sens de son axe, et se prolongent jusque dans la colonne ventrale du ganglion métathoracique.

La racine dorsale inférieure est particulièrement visible sur la série longitudinale; elle se détache en formant un angle très aigu avec le tronc du nerf alaire; la comparaison des coupes 41 et 40, dont la dernière est plus périphérique que la première, montre que la racine dorsale inférieure est en dedans du connectif dorsal inférieur; en effet ce connectif est indiqué sur la coupe 40, et la racine est indiquée sur la coupe 41, plus rapprochée de la ligne médiane; la racine a une direction d'avant en arrière et de bas en haut; en traversant le lobe dorsal, elle croise le connectif dorsal moyen; malheureusement, nous n'avons pas pu suivre exactement son trajet chez le *Rhizotrogus*. L'examen du *Melolontha* comble cette lacune; sur une coupe fortement oblique, tenant le milieu entre une coupe longitudinale et une coupe horizontale, nous avons pu rendre le trajet de cette racine bien évident; elle croise le connectif dorsal inférieur, puis le connectif dorsal moyen; son trajet est un peu courbe; arrivée à la région postérieure du ganglion mésothoracique, elle continue sa route, et nous avons vu très nettement qu'elle pénètre dans le lobe dorsal du ganglion métathoracique.

Il résulte de cette disposition que la racine dorsale inférieure du nerf élytral établit une communication entre les ganglions méso et métathoraciques; mais cette racine n'a pas cette seule fonction; l'examen de la coupe précédente montre en outre que, tout le long de son parcours, la racine cède des fibrilles à la région dorsale du ganglion mésothoracique; elle est donc en communication directe avec ce ganglion.

Il nous reste, pour terminer ce qui a trait au nerf alaire, à jeter

un coup d'œil sur la série horizontale; nous y retrouvons (fig. 51) la racine ventrale du nerf alaire, que l'on voit plonger vers la colonne ventrale, et (fig. 52, pl. III) la racine dorsale, qui parcourt le ganglion d'avant en arrière.

Nerf crural. — Il est plus difficile de suivre, dans le ganglion, le trajet du nerf crural que celui du nerf alaire, parce que la plupart de ses fibres plongent directement dans le lobule crural.

Le nerf crural aborde le ganglion dans l'angle formé par la face latérale avec la face inférieure (fig. 16, pl. II).

Il envoie un grand nombre, le plus grand nombre de ses racines dans le lobule crural; en outre, il envoie une racine volumineuse (*r c'*) à la colonne ventrale; cette racine parcourt le ganglion de dehors en dedans, en traversant le lobule crural dans sa partie inférieure; on peut la suivre jusque dans la colonne ventrale où elle paraît se résoudre en fibrilles. Mais ici, il faut faire une distinction, suivant qu'il s'agit du ganglion prothoracique, ou des deux autres ganglions. Dans le ganglion prothoracique, la racine dont nous parlons, quand elle arrive à la colonne ventrale, se subdivise en deux racines secondaires, dont l'une aboutit à la colonne ventrale, et l'autre aboutit au lobule ventral inférieur. La coupe 16 de notre planche II, quoiqu'elle corresponde au deuxième ganglion thoracique, présente ces deux racines, qui ne se rencontrent réellement que dans le premier ganglion. Pour avoir une représentation exacte du deuxième et du troisième ganglion thoracique, il faut supprimer la racine qui se rend dans la colonne ventrale; le nerf crural ne fournit de racine qu'au lobule ventral inférieur. La raison de cette différence tient peut-être à ce que, dans le deuxième et le troisième ganglion, la colonne ventrale reçoit à ce niveau une racine du nerf alaire, et que si par conséquent une racine crurale s'était terminée en ce point, il y aurait eu un même centre fibrillaire pour deux racines d'ordre différent.

Le nerf crural émet en outre plusieurs autres branches qui sont, il faut le reconnaître, un peu difficiles à suivre; il y a d'abord une branche (*r c''*) qui se rend dans le mamelon latéral, où passe le connectif dorsal inférieur; branche assez difficile à suivre chez le *Rhizotrogus* (fig. 18, pl. II), très visible au contraire chez quelques Coléoptères et surtout chez des Orthoptères (*Grillus*, *Grillotalpa*, etc.). Nous n'avons pas pu suivre plus loin le trajet de cette

branche, mais nous supposons qu'elle est destinée à suivre les connectifs et à passer dans d'autres ganglions.

Une autre branche ($r\ c'''$), également difficile à discerner chez le *Rhizotrogus*, parcourt la région ventrale du lobule crural, et arrivée près de la ligne médiane du ganglion s'infléchit et remonte vers la région dorsale (voir fig. 17 et 18), où elle se perd; trajet qu'on voit nettement chez le *Grillus*.

En résumé, le nombre des racines que donne le nerf crural dans l'intérieur d'un ganglion thoracique est relativement considérable.

Nous avons fait un grand nombre de recherches et des coupes sur différents groupes d'Insectes, pour obtenir des points de comparaison; mais nous n'avons jamais rencontré de différences importantes. Le seul fait qui mérite une mention est le suivant : chez beaucoup d'Insectes, la distance entre le ganglion mésothoracique et le ganglion métathoracique est inférieure à la distance d'insertion des pattes de la 2e et de la 3e paire; il en résulte que le nerf de la troisième paire de pattes doit faire un trajet plus long que le nerf de la 2e paire pour parvenir à son centre ganglionnaire. Le lobule crural de la 3e paire de pattes, au lieu de se développer dans le sens transversal, se développe dans le sens antéro-postérieur, comme s'il était tiré par le nerf; et sur des coupes transversales qui passent par le premier ganglion abdominal on voit latéralement la coupe des lobules cruraux, lesquels ne contractent aucune relation avec le ganglion abdominal. La figure 63, planche IV, empruntée à un Diptère, rend bien compte de cette disposition.

Nous avons étudié les lobules cruraux d'Insectes qui ont une marche différente (comme le *Timarcha*, par exemple, qui a une marche lente, méthodique, bien coordonnée, et le *Geotrupes*, qui a une marche maladroite), ou qui se servent de leurs pattes pour divers usages spéciaux (pattes sauteuses, fouisseuses, natatoires, etc.). Nous n'avons pu reconnaître dans nos préparations aucune différence de structure pouvant correspondre à ces différences de fonctions.

Nous avons étudié les ganglions qui innervent les fausses pattes, chez quelques chenilles (le Ver à soie, le *Bombyx rubi*, etc.), pour comparer la structure de ces ganglions à celle des ganglions qui innervent les pattes vraies et les segments apodes. Les différences sont les suivantes : dans les ganglions apodes, il n'y a point de lobules cruraux; dans les ganglions thoraciques, il y a des lobules

cruraux; dans les ganglions abdominaux de segments munis de pattes, il existe des lobules cruraux, moins développés comme dimension que ceux des ganglions thoraciques.

IV

ORGANISATION D'UN GANGLION ABDOMIMAL

Les ganglions abdominaux, chez le *Rhizotrogus* adulte, paraissent fusionnés en une masse unique; nous avons dit déjà que cette fusion des ganglions n'est qu'une apparence; bien que les divers ganglions de la chaîne ne soient pas rendus distincts par la forme de l'enveloppe conjonctive qui les entoure, ils sont cependant réellement distincts; nous voulons dire par là que chacun d'eux possède la même organisation interne que s'il était isolé des autres. Pour peu que l'on connaisse cette organisation interne, on arrive à reconnaître que la substance ponctuée de la masse abdominale renferme plusieurs ganglions, et on peut même les compter.

Cette distinction peut se faire indifféremment sur les coupes orientées dans les trois sens; elle est plus complète peut-être et plus sûre pour une série de coupes transversales, comme il est facile de s'en rendre compte en jetant un coup d'œil sur les figures de 24 à 28, planche II. La première a été faite à peu près exactement entre deux ganglions successifs, ce que l'on reconnaît à la présence d'une traînée de cellules et de fibres conjonctives qui partagent verticalement la substance ponctuée en deux masses [1].

La coupe suivante a passé à travers la région antérieure du ganglion que nous cherchons à individualiser; elle a rencontré la colonne ventrale, dont les deux parties symétriques sont ici largement unies l'une à l'autre par la commissure ventrale antérieure; au-dessus de la colonne et un peu latéralement, on distingue la coupe des connectifs dorsaux inférieurs. La fig. 26 passe en arrière de la commissure, elle montre les deux colonnes ventrales distinctes; sur la fig. 27 il se produit un changement important au-dessous d'elles, l'apparition du lobule ventral inférieur, qui va de l'une à l'autre, et qui émet entre elles quelques fibres à

1. Sur des coupes bien orientées, on rencontre parfois à ce niveau un canal de lumière très étroite, dont la paroi est formée par du tissu conjonctif.

fibres à direction ascendante. Une coupe postérieure, la dernière que nous ayons figurée, nous montre la commissure ventrale postérieure, avec la forme en arc que nous lui connaissons.

Si, continuant cet examen, on étudie les coupes suivantes, que nous avons cru inutile de figurer, on trouve d'abord une figure analogue, à peu de chose près, à la figure 24, puis une autre analogue à la figure 25, et ainsi de suite; en d'autres termes, la même série de structures se répète régulièrement dans toute la série des sections abdominales; et il est clair que le nombre de ces répétitions marque le nombre des ganglions abdominaux.

Sur les coupes longitudinales, qui ont l'avantage de laisser embrasser toute la chaîne abdominale d'un seul coup d'œil, les structures caractéristiques qui permettent de compter les ganglions ne manquent pas; la plus commode nous paraît être fournie par le lobule ventral inférieur, qui, vu de profil, forme une sorte de coude à la face inférieure de la colonne ventrale; ces diverses proéminences se répètent régulièrement à chaque ganglion.

Enfin, pour les coupes horizontales, les plus explicites au point de vue qui nous occupe en ce moment nous paraissent être celles que l'on a pratiquées dans la région ventrale et qui intéressent par exemple la colonne ventrale et ses commissures antérieures. La figure 10 *bis*, planche II, contient une telle coupe, qui appartient au Hanneton adulte; la masse abdominale se trouve divisée par une succession régulière de commissures transverses qui ne sont autre chose que les commissures ventrales antérieures.

Ces quelques détails suffiront à montrer que les ganglions de la chaîne abdominale sont bien distincts les uns des autres, quoique la membrane conjonctive qui les entoure ne marque pas leur indépendance par des caractères extérieurs et grossiers, comme cela a lieu par exemple chez la larve.

Ce fait fondamental étant bien établi, il est nécessaire de déterminer par quels caractères l'organisation d'un ganglion abdominal diffère de celle d'un ganglion thoracique.

Un ganglion abdominal représente, à notre avis, un ganglion type, réduit à ses structures fondamentales; c'est d'ailleurs ce que nous enseigne la physiologie nerveuse de l'abdomen des Insectes, car cette physiologie est relativement assez simple. Si l'on met à part les ganglions terminaux de la chaîne, qui fournissent des nerfs à l'armure génitale, les autres fournissent simplement des

nerfs aux parois de l'abdomen, des nerfs sensitifs et des nerfs moteurs; ces derniers sont chargés de provoquer ces mouvements respiratoires complexes, si bien décrits par Plateau, que l'abdomen des Insectes exécute. Les ganglions abdominaux, dont le même auteur a étudié les fonctions, sont principalement des ganglions respiratoires. L'abdomen étant dépourvu d'appendices, et notamment de pattes, représente une série de zoonites réduits à leur maximum de simplicité, ne se composant que des parties essentielles. Cette même simplicité doit se retrouver dans l'organisation d'un ganglion abdominal.

L'étude des ganglions abdominaux nous fournit en quelque sorte l'*a b c* de la substance fibrillaire; et en nous reportant ensuite aux autres ganglions, plus complexes et plus spécialisés, nous pourrons voir quelles sont les structures surajoutées au plan fondamental et aussi, ce point est un peu plus délicat, dans quelle mesure les structures fondamentales elles-mêmes se trouvent modifiées.

On peut comparer le ganglion abdominal à un ganglion méso-thoracique, qui serait privé de ses lobes cruraux; cette comparaison est celle que suggère naturellement une coupe d'ensemble; voir fig. 11, planche II; au premier coup d'œil, les ganglions abdominaux diffèrent des thoraciques par un développement moindre dans le sens transversal, et cette différence tient à l'absence des lobules cruraux; ceci confirme, soit dit en passant, le rôle physiologique que nous avons assigné à ces lobules.

En mettant à part ces lobules latéraux, l'analogie des ganglions thoraciques et abdominaux se montre dans presque tous les détails de leur structure interne. La colonne ventrale, d'abord, se montre disposée de la même façon; elle est formée de deux portions symétriques, qui, d'abord séparées l'une de l'autre, s'unissent ensuite par une large commissure transversale (comparez fig. 14 à fig. 25), c'est la commissure ventrale antérieure; puis les deux colonnes redeviennent distinctes (comparez fig. 15 à fig. 26), et elles se trouvent solidarisées par l'apparition, au-dessous d'elles, du lobule ventral inférieur (comparez fig. 16 à fig. 27). Quelques coupes plus loin, les deux colonnes sont encore distinctes, le lobule ventral inférieur a disparu, et la commissure ventrale postérieure, en arc, apparaît (comparez fig. 19 à fig. 28). Ces analogies sont si frappantes que nous avons cru inutile de les confirmer par les dessins d'autres coupes.

Le lobe dorsal présente, dans le ganglion abdominal, la même structure lâche que dans le ganglion mésothoracique; et si les connectifs qui le traversent sont un peu plus difficiles à reconnaître, cela tient évidemment à ce que leur importance diminue à mesure qu'ils s'avancent vers l'extrémité postérieure du système nerveux.

Il semble permis de conclure de ces rapprochements que le ganglion mésothoracique, pas plus qu'un ganglion abdominal, ne présente de structures différenciées, en rapport par exemple avec une fonction de sensibilité spéciale. Cette conclusion peut être étendue au ganglion métathoracique.

Les descriptions précédentes s'appliquent sans grand changement aux espèces dont les ganglions abdominaux ne sont pas fusionnés en une seule masse. Il est à remarquer que chez tous les Coléoptères que nous avons étudiés le premier ganglion abdominal est soudé au dernier ganglion thoracique.

Chaque ganglion abdominal n'émet chez le *Rhizotrogus* qu'une seule paire de nerfs; le nerf abdominal (*n. ab.*), qui est assez grêle, et qu'on ne voit bien que sur des coupes très minces, pénètre dans le ganglion à l'union des faces latérales et de la face supérieure; son origine extérieure est donc à peu près la même que celle du nerf alaire chez le *Rhizotrogus* (fig. 25, pl. II). Aussitôt après sa pénétration dans la couche de cellules ganglionnaires, le nerf se divise en deux racines : l'une de ces racines se rend dans les régions supérieures du lobe dorsal; elle est accompagnée de trachées nombreuses; elle est grêle; l'autre, plus importante, se subdivise en deux racines qui divergent légèrement; elles sont toutes deux ventrales par leur trajet; mais elles sont situées en arrière l'une de l'autre, l'antérieure se rend directement dans la colonne ventrale du ganglion, et elle y pénètre à peu près au niveau de la commissure ventrale antérieure; la racine postérieure se rend dans le lobule ventral inférieur; une coupe horizontale un peu oblique permet de voir simultanément les deux racines [1] (fig. 29, pl. II).

Il est utile de comparer le nerf abdominal au nerf crural et au nerf alaire des ganglions thoraciques; cette comparaison révèle des

1. Ajoutons que chez d'autres types d'Insectes, chez le Dytique par exemple, chez la larve de Stratiomys, etc., on peut voir une branche du nerf abdominal traverser d'arrière en avant le ganglion pour se rendre dans les ganglions antérieurs. La méthode d'Ehrlich met le fait hors de doute chez tous les Insectes que nous avons examinés.

différences et aussi des analogies, qui nous serviront plus tard de guide dans l'interprétation de quelques faits anatomiques intéressants.

Comme le nerf crural, le nerf abdominal fournit des racines à la colonne ventrale et au lobule ventral inférieur; seulement il en diffère profondément par l'absence d'un lobule spécial qui lui serait annexé; ce qui caractérise avant tout le nerf crural, c'est le lobule crural, véritable organe de perfectionnement qui atteste la variété et la complexité des mouvements exécutés par la patte; le nerf abdominal ne se rend dans aucun lobule de ce genre.

Par là, il se rapproche du nerf des ailes et du nerf des élytres, qui, eux aussi, ne paraissent posséder aucun lobule en propre; et cette analogie — l'absence de lobule spécifique — paraît s'expliquer par cette considération embryogénique que l'aile et l'élytre ne constituent point des appendices, dans le sens propre du mot, mais sont simplement des modifications des parois des zoonites, et que par conséquent leurs nerfs doivent être considérés, jusqu'à un certain point, comme des nerfs pariétaux modifiés.

Le nerf abdominal et le nerf alaire ont deux racines analogues, la racine dorsale supérieure et la racine ventrale; il est bon d'ajouter, en ce qui concerne la racine ventrale, que celle du nerf alaire présente des dimensions beaucoup plus considérables que celle du nerf abdominal.

La principale différence entre ces deux nerfs tient à cette racine dorsale inférieure, à trajet si curieux, qui manque absolument au nerf abdominal, et qui existe dans le nerf alaire. Cette racine dorsale inférieure nous paraît donc caractéristique du nerf alaire, elle lui appartient en propre; et on pourrait presque dire, passant sur les légères différences que nous avons signalées dans les autres racines, que le nerf alaire est un nerf abdominal auquel on ajouterait une racine dorsale inférieure.

Nous allons montrer, dans le chapitre suivant, l'intérêt de ces rapprochements.

V

LE NERF ALAIRE DES COLÉOPTÈRES APTÉSIQUES

Nous interrompons, dans ce chapitre, la description du système nerveux du *Rhizotrogus*; nous la reprendrons dans le chapitre

suivant; il nous a paru indispensable, après avoir décrit l'organisation des ganglions thoraciques chez des Insectes qui possèdent la faculté du vol complètement développée, d'étudier des Coléoptères qui ne volent point; cette comparaison doit nous mettre sur la voie des fonctions physiologiques des structures que nous étudions; on sait que la physiologie nerveuse est le but que nous poursuivons sans cesse à travers nos études anatomiques; nous allons trouver ici une occasion vraiment exceptionnelle de comprendre la signification des organes dont nous connaissons déjà l'anatomie; et le résultat auquel nous allons parvenir nous servira maintes fois encore par la suite à faire la lumière au milieu des fibres de la substance ponctuée.

On possède déjà quelques notions intéressantes sur la physiologie des ganglions thoraciques; ces notions sont dues aux recherches délicates et précises de Faivre [1], un naturaliste aussi éminent que modeste, qui n'a peut-être pas acquis tout le renom qu'il mérite. Faivre a étudié longtemps, avec prédilection, le Dytique, ce Coléoptère aquatique qui, par la facilité avec laquelle on se le procure en toutes saisons et par sa taille relativement considérable, semble prédestiné aux vivisections et peut être considéré comme la grenouille des Invertébrés. Faivre a étudié longuement, minutieusement, les propriétés de chaque ganglion nerveux, des nerfs, des connectifs et du stomato-gastrique. Il ignorait la structure interne des parties sur lesquelles il expérimentait; la méthode des coupes n'était point pratiquée à son époque; il rattachait simplement l'effet des irritations, des piqûres, des lésions expérimentales de toutes sortes au point exact qui avait été lésé; il a tracé ainsi une physiologie topographique dont la précision me paraît admirable, car toutes les fois que j'ai repris ses expériences, je suis arrivé exactement au même résultat. Nous ne parlerons point ici de ses études sur le stomato-gastrique, ni de celles sur le cerveau, où il était parvenu à délimiter le centre moteur des antennes, à un moment où l'on ignorait encore l'existence du deutocérébron; nous nous bornerons à rappeler les résultats acquis par lui dans l'expérimentation sur les ganglions thoraciques.

1. Recherches sur la distinction de la sensibilité et de l'excitabilité dans les diverses parties du système nerveux du Dytique, *Ann. des sc. nat.*, 5e série, t. I, p. 89, 1864.

Guidé certainement par l'idée d'une analogie entre les fonctions des ganglions nerveux chez les Insectes et les fonctions de la moelle épinière chez les Vertébrés, Faivre rechercha si la face la plus périphérique du ganglion d'un Insecte n'était point douée de propriétés spécialement sensitives, tandis que la face la plus profonde serait douée de propriétés spécialement motrices. Nous avons à peine besoin de rappeler ce fait banal que chez l'Insecte, pris dans sa position naturelle, en marche, le système nerveux du thorax et de l'abdomen est sous-intestinal, tandis que le système nerveux du Vertébré est situé tout entier au-dessus du tube digestif, et que par conséquent la face de ce système la plus rapprochée de la périphérie du corps est ventrale chez l'Insecte, dorsale chez le Vertébré; en d'autres termes, le développement du système nerveux, qui se fait pareillement dans ces deux embranchements d'animaux aux dépens du feuillet ectodermique, a lieu pour les ganglions sous-intestinaux de l'Insecte dans l'ectoderme de la région ventrale, et pour le Vertébré dans l'ectoderme de la région dorsale. Il résulte de cette disposition que la face ventrale d'un ganglion d'Insecte est l'homologue de la face dorsale de la moelle, et Faivre a effectivement prouvé que ces deux faces jouissent des mêmes propriétés sensitives.

Les expériences de Faivre portaient spécialement sur les mouvements des pattes, qu'il est beaucoup plus facile d'observer et qui sont beaucoup plus variés que les mouvements de l'aile et de l'élytre chez les Dytiques; l'expérimentateur établit tout d'abord qu'on peut abolir isolément la sensibilité d'une patte et sa motilité. Il y a des lésions, ou de simples irritations, localisées de telle sorte qu'une patte peut rester immobile quand on l'irrite directement, tandis qu'elle se meut avec vivacité quand on fait l'irritation ailleurs, sur une autre patte, ou sur une antenne, ou sur le pygidium; on interprète ce cas en disant que la patte a perdu la sensibilité, puisqu'elle ne répond plus aux excitations directes, et qu'elle a conservé le mouvement. A l'inverse, on peut localiser les lésions de telle sorte qu'une patte reste complètement immobile et inerte dans tous les cas, pendant les excitations directes de cette patte ou des autres pattes et pendant les mouvements spontanés de l'animal, et que cependant si l'on irrite cette patte, l'effet moteur se produit sur les autres parties du corps; dans ce cas, la sensibilité est conservée, le mouvement est détruit.

Il est donc possible, nonobstant l'opinion contraire de quelques physiologistes, d'abolir séparément une de ces deux fonctions de la sensibilité et du mouvement, qui ne sont point aussi indissolublement liées qu'on le croit.

Pour produire ces deux effets inverses, Faivre trouva, après bien des tâtonnements, une localisation précise de la lésion; le moyen le plus favorable lui parut être une pression légère exercée avec une lancette plate sur une des faces du ganglion; la compression de la face dorsale, ou une légère piqûre de cette face, ou la pénétration de la lame sous l'enveloppe conjonctive produisent la paralysie motrice sans anesthésie; la compression de la face ventrale produit l'anesthésie sans perte de mouvement; ce dernier symptôme paraît plus difficile à provoquer, et il faut avoir grand soin de ne pas exagérer la compression si l'on veut avoir une anesthésie pure de tout trouble moteur. Ajoutons que ces deux phénomènes paralytiques sont très souvent passagers, et disparaissent en quelques heures : mais leur durée est bien suffisante pour permettre une observation exacte, qui entraîne la conviction de l'expérimentateur.

Nous avons repris les expériences de Faivre, avec une méthode nouvelle que nous indiquerons avec détail dans la partie de notre travail qui est consacrée aux recherches physiologiques; disons seulement, en passant, que nous les avons vérifiées et trouvées pleinement exactes.

Ce que nous nous proposons en ce moment, c'est de montrer comment on peut arriver au même résultat que Faivre par l'anatomie comparée; pour arriver à savoir que tel organe est moteur, tel autre sensitif, on peut se passer des expériences physiologiques, et remplacer le scalpel par le microscope; sans faire aucune lésion qui détruit l'ordre naturel des organes, en examinant simplement une coupe microscopique, on peut lire dans cette coupe la signification physiologique de certaines structures. Cette méthode de l'anatomie comparée va même beaucoup plus loin, à ce qu'il me semble, que celle de Faivre; d'abord, elle est plus précise, puisqu'elle remplace une expérience, c'est-à-dire un phénomène passager dont il ne reste bientôt qu'un souvenir, par l'observation d'une préparation permanente; en outre, les vivisections de Faivre ne s'adressaient et ne pouvaient s'adresser qu'à une région, et non à un organe; établir que la face ventrale du ganglion est sensible

est un à peu près; qu'est-ce que la face ventrale? quels organes internes du ganglion comprend-elle? où s'arrête-t-elle? autant de questions auxquelles on ne peut pas donner de réponse avec un scalpel; l'anatomie comparée, nous allons le voir, ne se contente pas d'indiquer la région sensible, elle détermine l'organe et le nerf.

Voyons maintenant comment cette démonstration anatomique a pu être faite. Nous nous sommes adressé à certains Coléoptères qui présentent ce double caractère intéressant de posséder des ailes et de ne pas s'en servir pour le vol, ni pour aucun mouvement d'aucune sorte. Un nom manquait pour désigner ces Coléoptères, nous les avons appelés aptésiques (de *a*, privatif, et *ptêsis*, vol) pour bien indiquer que ce qui leur fait défaut, ce n'est pas l'organe, c'est la fonction. Notre examen s'est borné à trois de ces Coléoptères, qui appartiennent à des familles très différentes : le *Blaps mortisaga*, le *Timarcha tenebricosa*, et le *Carabus auratus*.

Chez ces trois espèces, les ailes membraneuses, qui normalement, chez les autres Coléoptères, sont les organes uniques du vol, n'existent point; la paire d'ailes antérieures, les élytres, subsistent, mais ils présentent une modification curieuse qui paraît être la cause de la disparition des ailes membraneuses; ils sont immobiles, et le plus souvent soudés l'un à l'autre sur la ligne médiane.

On sait que les élytres des Coléoptères ne servent point directement au vol; ce sont des étuis chitineux qui protègent les ailes membraneuses au repos; et de plus, ils entourent d'une sorte de bouclier la paroi dorsale de l'abdomen; quand l'Insecte prend son vol, les deux élytres s'écartent, pour permettre le développement des ailes membraneuses. Chez les Coléoptères aptésiques que nous venons de nommer, l'élytre conserve son rôle de bouclier protecteur pour l'abdomen, mais il perd sa motilité. Sous quelle influence se produit ce changement dans la fonction de l'organe? On ne le sait.

Il est donc tout indiqué de rechercher dans quelle mesure cette modification physiologique a retenti sur les structures internes du ganglion : et c'est là le but que nous poursuivons dans ce chapitre. Jamais l'idée d'une pareille recherche ne viendrait à l'esprit si l'on ne savait pas que les Insectes d'un même ordre sont comparables les uns aux autres, et si nos études ne nous avaient déjà appris qu'un ganglion thoracique, par exemple, a sensiblement la même

organisation chez tous les Coléoptères. On peut donc légitimement supposer que les racines du nerf alaire présentent la même disposition chez un Coléoptère qui vole et chez un Coléoptère aptésique, et que les différences qui peuvent exister entre les deux cas pourront être mises sur le compte de la modification physiologique que nous avons signalée.

Nous avons dit déjà que notre description du nerf alaire du *Rhizotrogus* convient non seulement à ce Mélolonthien, mais encore, à peu de chose près, à tous les Coléoptères qui volent. Chez tous ceux dont nous avons coupé les ganglions, nous avons trouvé le nerf alaire se partageant, après son entrée dans le ganglion, en trois racines, dont deux sont plus considérables que la troisième; ce sont la racine dorsale inférieure et la racine ventrale. Cette observation a été répétée chez la Cétoine dorée, le Bousier (*Copris* et *Geotrupes*), le Hanneton, le Cérambyx, l'Hydrophile, le Dytique, le Scarabée foulon, le Cerf-volant, etc., avec une telle constance que nous avons jugé inutile de chercher des vérifications plus nombreuses.

Il en est tout autrement chez les trois types cités de Coléoptères aptésiques, comme le montre une coupe qui représente le nerf alaire du *Blaps* (fig. 22, pl. II). Dans cette coupe, on voit que les racines du nerf alaire ont subi une réduction importante. La racine dorsale supérieure subsiste; elle se trouve dans une coupe antérieure que nous n'avons pas indiquée. La racine ventrale subsiste également; elle est beaucoup plus volumineuse que la précédente, elle se présente ici avec ses dimensions normales. La suppression porte sur la racine intermédiaire, sur la racine dorsale inférieure, dont nous avons décrit déjà le curieux trajet; nous n'avons point figuré cette racine sur nos dessins, parce que nous n'avons pas pu la rencontrer sur nos préparations. A-t-elle réellement disparu en totalité? Nous ne répondrons point d'une manière catégorique. Il suffit d'avoir jeté un coup d'œil sur l'enchevêtrement fibrillaire d'une préparation — que nos dessins simplifient et schématisent toujours beaucoup — pour comprendre combien il serait dangereux de nier jusqu'à l'existence de quelques fibrilles, qui peuvent parfaitement échapper à l'œil le mieux exercé. Du reste, un résultat négatif doit toujours être accepté avec prudence. La seule conclusion à retenir — et cette conclusion est bien suffisante pour servir de base à nos déductions physiologiques, — c'est que s'il existe

dans ces coupes des fibres représentant la racine dorsale inférieure du nerf alaire, ces fibres doivent être considérablement réduites en nombre et en importance, puisqu'on ne les constate pas nettement, tandis que cette racine dorsale inférieure se reconnaît avec la plus grande facilité dans le ganglion d'un Insecte qui a conservé la faculté du vol. Si, plus tard, on arrive, au moyen d'une technique meilleure, à mettre en évidence ces quelques fibrilles, il sera toujours vrai de dire que la perte de la faculté du vol chez le *Timarcha*, le *Blaps* et le *Carabus auratus* est spécialement marquée sur cette racine dorsale inférieure, et que par conséquent cette racine doit être considérée comme de nature motrice.

Telle est la conclusion dont nous sommes maintenant en possession, et qui va nous servir de point de départ pour toute une série de déductions; mais avant de l'accepter, il faut chercher les critiques qu'on pourrait lui adresser.

Si la racine dorsale inférieure est motrice, la racine ventrale est sensitive; les deux conclusions sont liées l'une à l'autre; soit, mais on peut se demander alors quelle est la nature de cette grêle racine qui contourne la région dorsale du ganglion mésothoracique. Elle est trop éloignée de la racine ventrale pour qu'on puisse lui attribuer des propriétés sensitives; faudra-t-il la considérer comme motrice? Supposition qui paraît contredite par le fait que l'élytre est immobile et n'a nul besoin d'un nerf moteur.

Cette petite difficulté d'interprétation nous paraît trouver sa solution dans une remarque faite précédemment sur la constitution du nerf alaire. Ce nerf, avons-nous dit, n'est pas uniquement constitué par des fibres se rendant à l'aile; il en part des rameaux qui se distribuent aux parois du corps; le nerf alaire est un nerf mixte, c'est-à-dire à la fois alaire et pariétal; peut-être sa racine dorsale supérieure, que l'on trouve également représentée dans les nerfs abdominaux, appartient-elle à ces fibres pariétales.

Il reste maintenant à savoir comment est représenté le nerf alaire dans le ganglion métathoracique d'un Coléoptère qui ne possède point d'ailes membraneuses. Une coupe unique (fig. 23, pl. II), qui appartient au *Blaps*, suffira pour répondre à la question; le nerf alaire, dans ces conditions, est représenté par un nerf grêle, présentant deux racines, l'une ventrale, l'autre dorsale supérieure. Est-ce là un nerf alaire? Non, c'est bien plutôt un nerf pariétal, du type des nerfs abdominaux; ces deux racines grêles, l'une dorsale supérieure,

l'autre ventrale, sont bien celles d'un nerf pariétal. Tel est donc le nerf qui remplace et représente le nerf alaire quand les ailes disparaissent complètement. Rien ne saurait mieux démontrer l'analogie qui existe entre ces deux nerfs, analogie à laquelle nous étions déjà arrivé par le raisonnement.

Le nerf alaire du ganglion mésothoracique, chez un Coléoptère aptésique, diffère du nerf pseudo-alaire du ganglion métathoracique par un seul caractère, mais ce caractère est très important; il consiste dans les dimensions considérables de la racine ventrale, que nous avons considérée comme sensitive; cette racine présente des dimensions que l'on ne rencontre jamais dans un nerf pariétal.

On peut dès à présent considérer comme établi que le nerf alaire présente une racine sensitive, c'est la racine ventrale, et une racine motrice, c'est la racine dorsale. Cette conclusion, on le voit, se trouve en accord parfait avec les expériences de Faivre, qui avait établi que la face ventrale du ganglion jouit de propriétés sensitives, et la face opposée de propriétés motrices. Notre conclusion va plus loin, puisque au lieu de porter sur une région mal délimitée, elle porte, avec une précision absolue, sur un faisceau de fibres nerveuses. Connaissant la nature de ces fibres, nous pouvons, en examinant les lobes où elles se rendent, connaître par voie de conséquence les propriétés physiologiques de ces lobes. C'est ainsi que la colonne ventrale et que le lobule ventral inférieur, recevant des fibres sensitives, doivent être considérés comme des centres de sensibilité, tandis que le lobe dorsal, qui reçoit des fibres motrices, est certainement un centre de mouvement.

Pareillement, les connectifs dorsaux sont sensitifs et les ventraux sont moteurs. Il nous semble qu'on peut tirer de ces faits une conclusion instructive relativement aux fonctions du cerveau des Insectes, et en particulier relativement au corps pédonculé, organe mystérieux dont on ignore encore les fonctions.

VI

LE GANGLION SOUS-ŒSOPHAGIEN.

Le ganglion sous-œsophagien, chez le *Rhizotrogus*, présente une situation intéressante, que nous signalerons en passant, parce qu'elle est importante à connaître pour les expériences de vivisec-

tion. Ce ganglion n'est point situé dans la région céphalique, comme chez le Hanneton et la grande majorité des Coléoptères; il est situé beaucoup plus en arrière, dans le thorax, et s'unit au premier ganglion thoracique par des connectifs assez courts : c'est ce que montre la coupe longitudinale 37 (pl. III). Cette disposition anatomique présente, pour les expériences de vivisection, un intérêt pratique; si l'on tranche d'un coup de ciseau la tête du *Rhizotrogus*, en ayant le soin de donner un mouvement brusque et de ne pas exercer de tiraillement sur la chaîne, la section, faite au niveau du cou, sépare les cérébroïdes et le ganglion sous-œsophagien; celui-ci reste dans le thorax, adhérant aux ganglions de la chaîne sous-intestinale. Le corps de l'animal, quoique privé de tête, n'est point privé du sous-œsophagien. Au contraire, la même opération, quand on la pratique exactement dans les mêmes conditions sur un Hanneton et sur maint autre Coléoptère, produit un résultat tout différent; le corps privé de la tête est en même temps privé du sous-œsophagien.

Les expériences, déjà anciennes, de Faivre sur les fonctions des différents ganglions de la chaîne méritent d'être rappelées à ce propos, car les dispositions anatomiques que nous venons d'indiquer pourraient leur servir de vérification cruciale. Faivre a montré, au moyen de vivisections sur le Dytique, que le ganglion sous-œsophagien est le centre coordinateur des mouvements de la marche; le centre moteur de chaque patte réside — nous en sommes pour notre part bien convaincu — dans le ganglion particulier à cette patte, et plus précisément dans le lobe crural correspondant; c'est ce lobe qui innerve la patte et qui lui fait exécuter les mouvements complexes de flexion et d'extension qui constituent le pas; le ganglion sous-œsophagien intervient pour régler les mouvements de ces six pattes, pour les coordonner entre eux, et pour leur donner cet ordre de soulèvement qui constitue la marche hexapode. Tel est le fait important qui semble résulter des expériences de Faivre, bien que celui-ci n'ait point décrit sous cette forme le résultat de ses vivisections, et n'ait pas établi, peut-être, avec une clarté suffisante, la distinction qu'il faut faire entre le mouvement isolé de chaque patte et la coordination des mouvements des six pattes. Quoi qu'il en soit, il nous semble qu'une expérience comparée sur le *Melolontha* et sur le *Rhizotrogus* pourrait servir à démontrer dans quelle mesure le sous-œsophagien possède réelle-

ment une influence coordinatrice sur la marche; il faudrait rechercher si un Hanneton décapité, étant privé non seulement des cérébroïdes, mais du sous-œsophagien, ne peut plus exécuter que des mouvements incoordonnés, et si un *Rhizotrogus* décapité, qui conserve son sous-œsophagien, peut encore accomplir des mouvements de marche bien coordonnés.

J'ai entrepris cette expérience, mais je n'ai pas pu la faire dans de bonnes conditions, les animaux qui me servaient de sujets étant un peu affaiblis par la captivité; c'est une expérience à reprendre au printemps, à la campagne.

Après ces préliminaires, essayons de décrire l'organisation interne du ganglion sous-œsophagien.

Les études de grosse anatomie ont montré que le ganglion sous-œsophagien innerve trois paires de pièces buccales : les mandibules, les mâchoires et la lèvre inférieure; ces trois sortes d'appendices appartiennent à des zoonites distincts, qui se sont intimement soudés les uns aux autres; il en résulte que le sous-œsophagien ne représente point un ganglion unique, comparable au ganglion du prothorax ou du mésothorax; il représente trois ganglions rapprochés les uns des autres et soudés ensemble, comme les zoonites qui sont sous sa dépendance. Cette coalescence n'est point un fait particulier à la masse sous-œsophagienne; nous l'avons déjà rencontrée chez le *Rhizotrogus* adulte dans la portion terminale de son système nerveux, c'est-à-dire dans la masse abdominale; nous avons vu que cette masse est enveloppée d'une membrane conjonctive commune, qui ne marque point, par des étranglements successifs, l'individualité de chaque ganglion.

Seulement — et cette différence est peut-être importante — dans la larve, chaque ganglion de la chaîne abdominale est bien distinct des autres, et leur fusion en une seule masse se produit ultérieurement, pendant la nymphose; c'est ce que montre bien une comparaison entre les figures 10 *bis* et 11, pl. II, qui représentent l'état de la chaîne abdominale chez le Ver blanc et chez le Hanneton adulte. Au contraire, les trois ganglions dont se compose la masse sous-œsophagienne sont confondus même chez la larve du Ver blanc; ils ne sont représentés que par un seul ganglion.

Cet état de coalescence larvaire ne se retrouve, chez le Hanneton et le *Rhizotrogus*, que dans les parties les plus antérieures de leur système nerveux, c'est-à-dire dans les cérébroïdes. On sait que les

cérébroïdes de l'Insecte, quoique formés, d'après leur apparence extérieure, d'une seule masse, correspondent à trois ganglions fusionnés : un premier ganglion, en rapport avec les yeux, et qui est en outre le siège des fonctions psychiques; un second ganglion, en rapport avec les nerfs de l'odorat; et un troisième, qui innerve la lèvre antérieure ou labre; ces trois ganglions fondamentaux sont fusionnés chez l'adulte, comme le sous-œsophagien; et fait curieux, ils sont également fusionnés chez la larve, toujours comme le sous-œsophagien. Ce rapprochement s'impose, et il peut être utile de remarquer que l'extrémité antérieure du système nerveux des Insectes, comprenant les cérébroïdes et le sous-œsophagien, présente ce caractère fondamental d'une coalescence qui existe déjà pendant la période larvaire.

Les anatomistes ont longuement discuté la question de savoir s'il faut attacher une supériorité biologique à la concentration des ganglions nerveux des Insectes; le fait précédent nous paraît apporter un argument sérieux à l'appui de cette thèse, parce qu'il nous montre une coalescence s'opérant, même pendant la période larvaire, dans les ganglions qui ont reçu les fonctions les plus complexes et les plus élevées.

Il faut maintenant montrer qu'il existe bien trois ganglions dans la masse sous-œsophagienne; nos précédentes études sur les autres ganglions vont nous être ici d'un précieux secours, en nous indiquant quelles sont les structures fondamentales d'un ganglion.

Sur une coupe longitudinale appropriée (fig. 47, pl. III) qui passe un peu en dehors de la ligne médiane, on remarque que la substance fibrillaire du ganglion présente, sur son contour ventral, trois saillies successives; ces saillies, de forme arrondie, correspondent aux trois ganglions mandibulaire, maxillaire, et labial qui existent dans la masse sous-œsophagienne; ce qui le démontre bien, c'est que ces trois saillies sont séparées les unes des autres par des points de pénétration fibrillaire; on remarque en effet que les cellules ganglionnaires de la région ventrale émettent des prolongements fibrillaires qui pénètrent dans la substance ponctuée entre chacune de ces masses saillantes (fig. 46, pl. III); les prolongements se dirigent à peu près verticalement dans la substance ponctuée, et on peut suivre leur trajet assez loin pour se convaincre qu'ils atteignent le lobe dorsal du ganglion; la position de ces faisceaux et leur direction nous les font comparer à ceux que nous

avons déjà étudiés dans le second ganglion du thorax; nous avons vu qu'il existe là deux points de pénétration inférieure pour les cylindres-axes des cellules nerveuses; l'un de ces points est situé en avant des lobes fibrillaires du ganglion, l'autre en arrière; ils sont disposés de telle sorte qu'on peut les considérer comme marquant la frontière du ganglion; nous avons vu en outre que si on excepte l'espace compris entre les deux colonnes ventrales, ces deux points de pénétration sont les seuls de la région ventrale par où les cellules nerveuses correspondent avec la substance fibrillaire centrale; la substance ponctuée comprise entre ces deux points ne se laisse point pénétrer par les prolongements des cellules; elle en est en quelque sorte protégée par des fibrilles à direction antéro-postérieure, qui suivent son contour. Ces différents traits d'organisation se retrouvent dans les trois ganglions de la masse sous-œsophagienne; les saillies que nous venons de décrire, quoique entourées par des assises de nombreuses cellules nerveuses, ne livrent passage à aucun de leurs prolongements; ces prolongements pénètrent seulement dans les encoches situées entre deux de ces masses saillantes.

De telles analogies nous permettent de supposer que les coupes longitudinales 46 et 47 (pl. III) nous mettent sous les yeux les contours de trois ganglions distincts.

C'est ce que va confirmer l'examen des coupes transversales : deux d'entre elles (fig. 32 et 34, pl. II) seulement méritent d'être examinées à ce point de vue; la première nous montre un premier point de pénétration cellulaire; ce point de pénétration marque la limite de deux ganglions, du ganglion mandibulaire et du ganglion maxillaire; par conséquent, le ganglion mandibulaire comprend la série des coupes transversales 30, 31 et 32; le ganglion maxillaire comprend les deux coupes suivantes (fig. 33 et 34). La coupe 34 contient un second point de pénétration cellulaire; cette figure rappelle par son aspect la figure 20, empruntée à l'étude du ganglion mésothoracique; ce second point de pénétration sépare le ganglion maxillaire du ganglion labial, qui est représenté par les deux dernières coupes, 35 et 36.

Ganglion mandibulaire. — Le ganglion mandibulaire est celui qui présente le moindre développement dans le sens de la hauteur, par suite de la présence de cellules nombreuses et de grande taille qui occupent la région dorsale du ganglion; c'est ce que montrent les

coupes transversales 30 et 31 (pl. II). C'est ce que montrent encore mieux les deux figures 11 et 12 du texte, empruntées à l'anatomie du *Melolontha vulgaris*, qui ont l'avantage d'être plus grandes.

Sur une coupe longitudinale du *Rhizotrogus*, passant par la ligne médiane (fig. 47, pl. III), l'amas de grosses cellules apparaît nettement.

Cet amas de grosses cellules ganglionnaires est caractéristique de cette région, on ne le retrouve sur aucun autre point de la chaîne. Quel est le rôle de ces cellules? Si ce sont des cellules motrices — et le fait nous paraît assez vraisemblable, par suite de leur position et de leur volume — il se peut qu'elles appartiennent au ganglion mandibulaire, qui est un ganglion essentiellement moteur, puisqu'il innerve les premières mâchoires, les plus fortes ; peut-être ces cellules motrices jouent-elles un rôle dans l'action directrice que le ganglion sous-œsophagien exerce sur la marche de l'Insecte. On sait, nous l'avons rappelé plus haut, que, d'après Faivre, le sous-œsophagien est un organe de direction motrice et d'équilibration, une sorte de cervelet; on pourrait donc supposer que les grandes cellules motrices que nous décrivons prennent quelque part à cette fonction.

Le lobe dorsal du ganglion mandibulaire ne présente aucune structure particulière; il est développé surtout dans le sens transversal (voir fig. 31, pl. II, et fig. 12 du texte); il est limité en haut par la coupe des deux connectifs, dont il est séparé par une ligne tracée en quelque sorte par des cellules conjonctives; cette ligne de démarcation incomplète disparaît bientôt, et sur la figure 32, on ne peut plus distinguer le lobe dorsal et les connectifs.

Le lobe ventral est occupé par une colonne ventrale dont les deux moitiés s'unissent sur la ligne médiane. Le ganglion du *Rhizotrogus* est un peu petit pour permettre à l'œil de préciser la forme de cet organe; sur une coupe de Hanneton, on voit les deux colonnes ventrales s'unir l'une à l'autre, en formant une figure d'un aspect caractéristique, figure sur laquelle nous croyons devoir appeler l'attention en passant; elle rappelle d'une manière assez curieuse une coupe céphalique de la larve de Hanneton, passant à travers le corps pédonculé, en entamant les tubercules antérieurs et internes de cet organe (voir dans le texte fig. 12).

Le ganglion mandibulaire présente deux lobules latéraux, qui sont bien marqués sur la figure 32 (pl. II); la présence de ces

lobules surajoutés est certainement liée à celle des mandibules, appendices vrais, qui sont innervés par le ganglion mandibulaire.

Le nerf mandibulaire pénètre dans le ganglion par la face antérieure, immédiatement au-dessous des connectifs, comme le montre la coupe transversale fig. 30 (pl. II); il est également apparent sur la coupe longitudinale fig. 45 (pl. III), où on le voit s'infléchir légèrement vers le ganglion mandibulaire; il se subdivise en deux branches : l'une, purement fibrillaire, se dirige vers la région ventrale du ganglion, où l'on perd rapidement ses traces; l'autre racine, qui est composée en majeure partie de trachées, mais qui renferme peut-être aussi des fibres nerveuses, se dirige vers le haut; on ne peut pas la suivre longtemps.



Fig. 11. Fig. 12.

Ganglion mandibulaire du *Melolontha vulgaris*.

Ganglion maxillaire. — Le ganglion maxillaire, qui est situé immédiatement en arrière du ganglion mandibulaire, se rapproche davantage du type normal d'un ganglion sous-intestinal; il n'est point limité, à la partie supérieure, par un important groupe de cellules volumineuses.

Les expériences de différents auteurs, et notamment de M. Plateau, ont montré que les maxillaires, et en particulier les palpes maxillaires, sont des organes périphériques de goût; par conséquent on peut supposer que le ganglion maxillaire est, en grande partie, un centre de sensibilité spéciale. Nous n'avons pas encore réussi à constater dans ce ganglion des modifications de structure pouvant être mises en rapport avec cette fonction; mais nous ne désespérons pas de les trouver plus tard, en nous adressant à des types plus favorables que le *Rhizotrogus*, par exemple à des espèces qui ne sont point polyphages, et qui par conséquent, exerçant dans

leur alimentation un choix, ont probablement une sensibilité gustative plus développée.

Le nerf maxillaire, chez le *Rhizotrogus*, aborde le ganglion sous-œsophagien par la face antérieure, ainsi que le font du reste tous les nerfs qui se rendent à ce ganglion. On aperçoit le nerf maxillaire sur la coupe longitudinale 44 (pl. III); on le retrouve sur la coupe horizontale 55 (pl. III), qui permet en outre de le suivre sur la totalité de son parcours; ce nerf aborde le ganglion dans le même plan horizontal que le nerf mandibulaire, mais plus en dehors; il se dirige d'abord parallèlement à l'axe antéro-postérieur du ganglion, puis il change brusquement de direction; il fait un angle droit avec sa direction primitive; il plonge alors vers la région centrale du ganglion. Les coupes transversales ne sont guère favorables à son

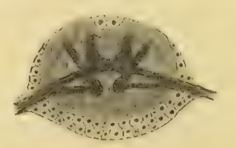


Fig. 13. — Ganglion maxillaire de *Cerambyx heros*.

étude, parce qu'elles sont perpendiculaires à la première partie de son trajet; la coupe 33, pl. II, montre le nerf changeant de direction et aboutissant à la colonne ventrale.

Ce trajet un peu compliqué dépend probablement en partie de la position excentrique du ganglion sous-œsophagien chez le *Rhizotrogus*. Si on considère ce même nerf chez d'autres espèces, par exemple le *Cerambyx*, dont le ganglion sous-œsophagien est logé dans la tête, on voit le nerf maxillaire émerger à l'union de la face ventrale du ganglion et de sa face latérale.

L'étude de ce dernier Insecte fournit quelques compléments intéressants à celle du *Rhizotrogus*. Nous avons réuni ces détails complémentaires sur une seule coupe transversale, bien qu'ils appartiennent à plusieurs coupes distinctes; notre figure est donc, en partie, schématique.

En étudiant cette coupe (fig. 13 du texte), on remarque tout d'abord que le nerf maxillaire présente une double racine ventrale; l'une d'elles, la racine inférieure, se rend dans la colonne ventrale du ganglion; l'autre, qui est située un peu au-dessus, a un autre

point d'arrivée; il existe, en effet, au-dessus des deux colonnes ventrales, un petit amas de substance ponctuée qui les unit l'une à l'autre; ce petit amas, qui se colore fortement par l'acide osmique, a la forme d'un pont jeté entre les deux colonnes; c'est dans son tissu qu'aboutit la racine ventrale supérieure du nerf maxillaire.

L'examen de la même coupe nous montre que la colonne ventrale et ce petit pont de substance ponctuée qui la surmonte sont chacun l'aboutissant d'un paquet important de fibres nerveuses; la coupe n'indique point la provenance de ces fibres; mais si on les suit sur la série de coupes antérieures, on peut reconnaître leur présence sous la forme de petites ponctuations noires, qui occupent la région des connectifs; ceci nous prouve que ces faisceaux émanent des connectifs, et qu'après avoir suivi un trajet parallèle à l'axe antéro-postérieur de l'insecte, ils s'infléchissent au niveau du ganglion

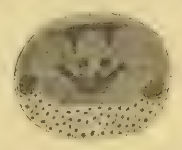


Fig. 14. — Ganglion maxillaire du *Scarabeus fullo.*

maxillaire pour pénétrer dans quelques-uns de ses organes; même dans leur trajet antéro-postérieur, ces faisceaux commencent à s'individualiser et concentrent avec énergie l'acide osmique. Il résulte de cette disposition importante qu'il existe des relations fibrillaires directes entre certains organes du ganglion maxillaire et les centres encéphaliques; nous pouvons donner à ces faisceaux, par conséquent, le nom générique de faisceaux céphalo-maxillaires.

Nous n'avons pas réussi à retrouver ces différents détails chez toutes les espèces que nous avons examinées. Le *Scarabeus fullo*, par exemple, dont nous figurons une coupe (fig. 14 du texte), ne possède point le pont de substance ponctuée que nous avons décrit chez le Cérambyx; il existe seulement au-dessus des colonnes ventrales deux petits corps, de forme à peu près circulaire, auxquelles aboutissent les nerfs maxillaires (non figurés sur la coupe) et une partie des connectifs céphalo-maxillaires. Quant au nerf maxillaire, nous ne sommes pas parvenu à y distinguer plus d'une racine ventrale.

Ganglion labial. — Le ganglion labial, situé immédiatement en arrière du ganglion maxillaire, est représenté dans notre planche II par les coupes 35 et 36.

Par son aspect général, ce ganglion ressemble au ganglion maxillaire, et possède, comme lui, deux lobes latéraux, dont la présence est bien marquée par son développement transversal (voir notamment fig. 35). Le nerf qui se rend dans ce ganglion est si mince, chez le *Rhizotrogus*, que nous ne sommes pas parvenu à le voir nettement.

Chez le *Cerambyx*, on peut observer tout le parcours du nerf labial. Ce nerf, au lieu de pénétrer par la face antérieure de la masse sous-œsophagienne, pénètre latéralement dans la région même du ganglion labial, comme on le voit sur la figure insérée



Fig. 15. — Ganglion labial de *Cerambyx heros*.

dans le texte (fig. 15). Il se divise, aussitôt après, en deux branches qui se rendent dans la colonne ventrale. Nous avons remarqué déjà cette dualité de racines pour le nerf mandibulaire; peut-être est-ce là un fait intéressant, qui indique que ce nerf est mixte, à la fois tactile et gustatif; on comprend que pour le moment cette interprétation est tout à fait hypothétique.

La colonne vertébrale présente, chez le *Cerambyx*, un trait particulier, qu'on retrouve aussi chez les autres espèces que nous avons étudiées; les deux colonnes ventrales sont réunies par un pont de substance ponctuée.

En terminant, il faut remarquer qu'il n'existe dans le ganglion sous-œsophagien aucun croisement des connectifs qui prennent leur origine dans le cerveau [1].

1. Pour abréger notre travail, nous indiquons simplement en note les observations faites sur le système nerveux larvaire. Nous l'avons étudié chez le Ver blanc et différentes autres larves de Coléoptères. D'une manière générale, les structures sont les mêmes que chez l'adulte. Les cérébroïdes notamment, quoi qu'en dise Claus dans son *Traité de zoologie*, p. 824, présentent la même organisation chez la larve que chez l'adulte : on y trouve les lobules olfactifs, le corps central, le corps en éventail, etc. : la seule différence porte sur les lobes optiques qui, pendant la période larvaire, sont

VII

LE NERF DES BALANCIERS. — LE LOBE VOCAL

Les chapitres précédents ont été consacrés uniquement à l'étude du système nerveux sous-intestinal des Coléoptères. Nous avons pensé qu'il serait utile de faire quelques observations dans d'autres ordres d'Insectes, qui présentent des particularités physiologiques intéressantes. Nous avons choisi pour ces études les Diptères et la Cigale.

On sait que chez les Diptères les ailes postérieures font défaut, ou du moins qu'elles sont représentées par des organes qui ont une forme et une fonction bien différentes; ces organes portent le nom d'haltères; parfois, en faisant allusion à leur fonction probable, on les appelle des balanciers. Leur forme varie beaucoup avec les espèces; tantôt ce sont de petites lames aplaties, ayant l'aspect de petites ailes restées rudimentaires, tantôt c'est une petite tige membraneuse terminée par un bouton arrondi (*capitulus*). Toute lésion de la tige ou de l'extrémité de cet organe produit une incoordination dans le vol de l'Insecte. Si, par exemple, on coupe les haltères d'une Tipule, ou si même on se contente de briser la tige, on voit l'animal, quand il prend son vol, culbuter en avant et tomber à terre sur le dos.

Comme chez les Insectes pourvus de quatre ailes, les Hyménoptères par exemple, une lésion des ailes de la deuxième paire ne produit point cet effet caractéristique, on en a conclu que les

inclus dans l'enveloppe conjonctive du cerveau, disposition que Viallanes a déjà signalée et figurée chez les Diptères, et qui se retrouve également chez les larves aveugles de Coléoptères et chez les chenilles (*Bombyx rubi*, par exemple). Chez les larves possédant non seulement des ocelles, mais des yeux composés (larve de Dytique, par exemple), les ganglions optiques de la larve affectent le même rapport avec les cérébroïdes que chez l'adulte. En ce qui concerne la chaine ventrale, nous avons mis dans nos planches un dessin du Ver blanc et du Hanneton adulte (fig. 10 et 11, pl. II), dont la comparaison suffit à montrer les analogies et les différences des deux états de développement; il est incontestable que les ganglions thoraciques de l'adulte diffèrent plus que ceux de la larve, par le développement de toutes leurs parties, du reste de la chaine; quant aux structures internes, elles sont les mêmes. Le nerf alaire ne se rencontre pas dans les ganglions méso et métathoraciques de la larve; il y est représenté par un nerf du type abdominal, composé de deux racines grêles, l'une ventrale et l'autre dorsale. Ce fait s'ajoute à tous ceux que nous avons déjà énumérés pour montrer que le nerf alaire est un nerf abdominal transformé.

balanciers sont des organes qui ne servent pas directement au vol, mais les auteurs ne se sont pas mis d'accord sur les propriétés qu'il convient de leur attribuer. Les uns considèrent le balancier comme un organe destiné à recueillir des sensations particulières (sensation d'espace?) qui permettent à l'Insecte de coordonner ses mouvements. Les autres, repoussant cette première opinion, ne voient dans le balancier qu'un appareil mécanique, fonctionnant à la manière d'un taquet, qui aurait pour but de limiter le champ de vibration de l'aile (Jousset de Bellesme).

Nous ne pensons point que la structure des centres nerveux du balancier permette d'élucider une question aussi délicate, qui est avant tout du ressort de l'expérimentation. Cependant nous avons cru qu'il serait utile de comparer, au point de vue de la distribution de ses racines, le nerf du balancier au nerf alaire, pensant que cette comparaison pourrait donner au moins quelques indications sur le rôle physiologique de cet organe énigmatique.

Nous avons choisi comme sujet d'étude un Muscide de très grande taille que nous avons capturé dans les environs des fermes : c'est le *Mesembrina meridiana*. Nous avons fait une comparaison chez ce Diptère entre les racines du nerf alaire et celles des balanciers.

Le nerf alaire est remarquable par le nombre et le volume de ses racines; sur une coupe transversale (62, pl. IV), on distingue trois ordres de racines : les unes dorsales supérieures, les secondes dorsales inférieures, et les troisièmes ventrales. Ces racines se perdent dans la substance ponctuée du second ganglion thoracique; il convient de remarquer que les parties supérieures du lobe dorsal ne présentent point cette structure raréfiée qui caractérise cette région chez les Coléoptères; on y rencontre des amas de substance ponctuée très dense. Ces différentes dispositions, si nous les interprétons au moyen de nos études précédentes sur les Coléoptères, indiquent que l'aile du Diptère présente à la fois des propriétés motrices et sensitives très développées. En outre, si on étudie le nerf alaire sur des coupes horizontales, on le voit émettre deux racines très grêles, dont l'une se rend dans le troisième ganglion thoracique et dont l'autre traverse le premier ganglion thoracique et se dirige vers les ganglions céphaliques (voir fig. 64, pl. IV).

Le nerf des balanciers (*n.d.b.*) se présente tout différemment à l'observation ; il pénètre dans la masse thoracique d'arrière en avant; à la différence du nerf alaire, il ne distribue qu'une très petite part

de ses fibres au ganglion local, qui est, dans l'espèce, le troisième ganglion thoracique ; un petit nombre de ses fibres pénètrent dans ce ganglion ; et parmi ces fibres, la majeure partie se rendent dans la région dorsale supérieure, qui présente, comme celle du deuxième ganglion thoracique, des amas très denses de substance ponctuée ; le nerf des balanciers ne fournit presque rien à la région ventrale, c'est-à-dire sensitive du ganglion.

Pour bien saisir la différence entre le nerf alaire et le nerf du balancier, il faut comparer les deux coupes transversales qui contiennent les racines de ces deux nerfs (fig. 62 et 63, pl. IV). Si l'on faisait cette même comparaison entre le nerf des ailes et le nerf des élytres chez un Coléoptère quelconque, on aurait deux figures presque identiques ; les racines nerveuses de ces deux nerfs ont à peu de chose près la même importance et le même mode de distribution. On voit qu'il en est tout différemment chez un Diptère ; le nerf de l'aile plonge par des racines nombreuses dans le ganglion mésothoracique, tandis que le nerf du balancier, malgré son volume considérable, ne distribue que quelques fibrilles dans le ganglion métathoracique.

Que devient donc ce nerf du balancier (*r.c.b.*) ? Il se dirige d'arrière en avant, dans la série des ganglions thoraciques qui, chez le *Mesembrina*, sont coalescents et forment une masse unique. Pour suivre le trajet de ce nerf, il faut faire des coupes horizontales ou longitudinales ; ces dernières doivent être légèrement obliques pour intéresser le nerf dans tout son trajet ; le nerf se dirige en effet non seulement d'arrière en avant, mais aussi de dehors en dedans, de manière à se rapprocher de son congénère, — comme on peut s'en rendre compte sur une coupe horizontale (fig. 65, pl. IV). On voit ce gros faisceau traverser la substance ponctuée des ganglions thoraciques, et on peut le suivre jusqu'aux connectifs qui partent du premier thoracique et se rendent dans la tête (fig. 62, pl. IV). Il est donc bien démontré que le nerf des balanciers se met spécialement en rapport avec les centres encéphaliques.

Tels sont les deux faits importants que l'observation microscopique nous révèle sur le nerf du balancier ; il distribue un petit nombre de ses fibres au ganglion métathoracique et dirige la plupart de ses fibres vers les ganglions de la tête. Il semble légitime d'en conclure que le nerf des balanciers est principalement un nerf de sensibilité spéciale.

Les recherches récentes de Graber (1882), Bolles Lee (1885) et Weinland (1890), sur les organes sensitifs qui sont situés à la base des balanciers, viennent confirmer cette interprétation.

Lobe vocal (*l. voc*). — Notre intention n'est pas de faire une description complète du système nerveux sous-intestinal de la Cigale; nous ne considérons dans ce système nerveux qu'un seul organe, le centre nerveux qui est en relation avec l'appareil vocal; notre but est de rechercher si ce centre présente une disposition anatomique qui puisse nous aider à comprendre sa physiologie.

L'appareil vocal de la Cigale a été décrit sous le nom de tambour; par sa position abdominale, cet appareil vocal semble indiquer que le centre nerveux qui le gouverne doit siéger dans les ganglions abdominaux de l'Insecte. Ces ganglions, chez la Cigale, sont réunis au troisième ganglion thoracique, comme ils le sont chez certains Coléoptères, par exemple chez le *Rhizotrogus*; il est du reste facile de distinguer dans cette masse ce qui est abdominal et ce qui est thoracique; sur une série de coupes transversales, on reconnaît au premier coup d'œil qu'on est dans le ganglion métathoracique en constatant la présence des lobes cruraux sur les deux régions latérales de la coupe; ces lobes surajoutés disparaissent dans les ganglions abdominaux, parce que ceux-ci sont apodes. Si, grâce à ces points de repère, on étudie la série de ganglions abdominaux, on constate que le premier d'entre eux, situé en arrière du ganglion métathoracique, présente une particularité qui manque aux ganglions abdominaux postérieurs, et qui fait également défaut dans tous les ganglions abdominaux des Coléoptères; cette particularité, c'est un renflement du lobe dorsal du ganglion. La coupe transversale, qui passe en plein par ce renflement (fig. 68, pl. IV), est bien différente de la coupe transversale, qui passe en arrière de cet organe (fig. 67, pl. IV), et qui représente en quelque sorte le ganglion typique de l'abdomen; la comparaison de ces deux coupes est donc très instructive.

Ce renflement est formé par deux lobes bien distincts, qui se surajoutent au lobe dorsal du ganglion; chacun d'eux occupe la région supéro-externe, et ils sont séparés l'un de l'autre par une large échancrure où s'accumulent de grandes cellules ganglionnaires, et d'autres cellules nerveuses de plus petite dimension. L'examen des coupes transversales montre en outre que les deux lobes sont situés en avant d'une cellule gangonairne li(*c. g.*), de taille

exceptionnelle, qui se trouve au niveau de la pénétration du nerf crural dans le système nerveux central. Une coupe longitudinale, passant un peu latéralement, ajoute une détermination de plus; la coupe longitudinale 66, qui entame la partie périphérique de l'un de ces lobes, montre qu'il est situé en arrière du lobe crural métathoracique; ainsi le lobe, crural en avant et une cellule ganglionnaire géante en arrière, tels sont les deux points de repère entre lesquels se trouvent placés nos deux lobes de renforcement, ou lobes vocaux.

Les lobes occupent, dans le plan du ganglion, une position qui, par elle-même, nous fournit un renseignement sur leurs propriétés physiologiques; ils sont intimement soudés au lobe dorsal du ganglion, qui, comme nous l'avons vu, est un lobe essentiellement moteur; et d'autre part, ils ne contractent aucune adhérence avec le lobe ventral ou sensitif, dont ils restent éloignés sur tout leur contour; par là, ils diffèrent des lobes cruraux qui, situés latéralement, entrent en rapport à la fois avec le lobe sensitif et le lobe moteur du ganglion; les lobes cruraux sont des lobes mixtes, à la fois sensitifs et moteurs, comme le veut la nature des appendices qu'ils innervent. Au contraire, le lobe de renforcement que nous décrivons, n'entrant en relation qu'avec le lobe moteur du ganglion, paraît être uniquement doué de fonctions motrices.

TROISIÈME PARTIE

PHYSIOLOGIE

I

LE MOUVEMENT DE MANÈGE CHEZ LES INSECTES

La partie physiologique de notre étude comporte deux questions principales : nous avons étudié le mouvement de manège chez les Insectes et les troubles de sensibilité et de mouvement qui succèdent à une lésion des ganglions thoraciques.

Le mouvement de manège peut être provoqué artificiellement chez les Insectes, par une lésion de leurs ganglions, et en particulier par une lésion des ganglions cérébroïdes. La facilité avec laquelle

ce symptôme se manifeste en fait un des caractères les plus importants de la physiologie nerveuse chez les Insectes; toute lésion un peu importante, peut-on dire, d'un ganglion cérébroïde, a le plus souvent pour résultat de forcer l'animal lésé à marcher en cercle. Quelle est la nature, quelle est la cause de ce singulier mouvement de rotation? c'est ce que nous nous proposons d'examiner.

Treviranus paraît être le premier auteur qui ait constaté le mouvement de manège chez un Insecte. Il fit de nombreuses expériences dans le but de savoir s'il existe chez les Insectes un centre prépondérant comparable au cerveau d'un Vertébré. Il enleva à un *Orgya pudibunda* la moitié gauche du ganglion sus-œsophagien, et il vit l'animal tourner à droite en décrivant des cercles avec rapidité. Après lui, Burmeister, Rengger, Dugès, Walckenaer et Dujardin firent différentes recherches, principalement sur les Insectes décapités. Yersin[1], reprenant les observations de Treviranus, les vérifia sur des Orthoptères; il constata qu'une lésion du ganglion sus-œsophagien est presque toujours suivie d'une absence d'équilibre dans les mouvements, et que l'Insecte décrit des cercles. Peu après, E. Faivre commençait ses admirables recherches sur le cerveau des Dytiques, dans ses rapports avec la locomotion[2]; il parvint à ajouter aux descriptions précédentes des détails importants dont j'ai pu vérifier maintes fois la justesse; qu'il me soit permis de rendre en passant hommage à la précision scientifique de cet éminent observateur. Enfin, plus récemment, M. Raphaël Dubois, dans une thèse sur les Élatérides lumineux[3], a repris l'étude de la question, en employant la méthode graphique, qui consiste ici à faire marcher l'Insecte sur du papier enfumé; la trace des pas se marque en blanc sur ce papier noir, ce qui permet d'analyser dans une certaine mesure le mécanisme de la marche chez l'Insecte normal et ses altérations chez l'Insecte opéré. Malheureusement, les tracés pris par M. Dubois sont peu nets et peu démonstratifs au point de vue particulier qui nous occupe.

Nous allons reprendre l'étude de cette question, refaire les expériences de nos prédécesseurs, ajouter quelques expériences nouvelles, et terminer par une hypothèse qui nous paraît être le meilleur résumé des faits.

1. *Bulletin de la Soc. vaudoise des sciences naturelles*, t. V, p. 119, déc. 1856.
2. *Annales des sciences naturelles*, 1857, p. 245.
3. *Bulletin de la Soc. zoologique de France*, 1886.

I. — On sait que les mouvements rotatoires ont fait l'objet de nombreuses expériences chez les Vertébrés. Bien que nous jugions prudent de ne point étendre à la physiologie des Insectes les résultats obtenus par l'expérimentation sur les Vertébrés, il sera cependant utile, comme introduction à notre étude, de rappeler les nombreuses distinctions que les auteurs ont été amenés à faire dans le phénomène de la rotation. Ce phénomène n'est un qu'en apparence; en réalité, il présente un très grand nombre de variétés. Voici les principales, d'après les *Nouveaux Éléments de physiologie* de M. Beaunis.

1° Le mouvement de manège proprement dit : dans ce cas, l'animal décrit un cercle de plus ou moins grand rayon; la circonférence du cercle est décrite par le corps entier de l'animal autour d'un poin de l'espace.

2° Le mouvement en rayon de roue : l'axe du corps de l'animal ne dévie pas, il est une partie d'un des rayons du cercle décrit, et non une partie de la circonférence du cercle.

3° Le roulement, ou rotation autour de l'axe longitudinal.

4° Enfin, un mouvement circulaire, se distinguant du mouvement de manège en ce que l'animal décrit un cercle avec les pattes d'un côté du corps, tandis que les pattes de l'autre côté servent de pivot.

Si nous rappelons ces distinctions, c'est que nous aurons plus tard à nous en servir pour caractériser les phénomènes que nous aurons sous les yeux, nous aurons aussi à déterminer quelques espèces nouvelles de tournoiements.

Pour provoquer chez l'Insecte le mouvement de manège, le plus sûr moyen est de faire une lésion unilatérale, qui intéresse seulement un des ganglions cérébroïdes; il est intéressant de constater, au point de vue de la physiologie de cet organe, que le mouvement de manège est le symptôme le plus important, le plus saillant qu'on puisse obtenir par une lésion partielle de ce qu'on a appelé le cerveau de l'Insecte. Pour atteindre un des cérébroïdes, plusieurs moyens peuvent être employés. Si on fait l'expérience sur le Dytique, on enlève entre les deux yeux une portion du squelette chitineux qui forme la calotte supérieure de la tête; on découvre alors une masse de trachées qu'on écarte facilement avec des aiguilles fines, et au-dessous on aperçoit les deux cérébroïdes, baignés dans le sang de couleur citrine; on peut alors, avec des ciseaux, couper un des cérébroïdes, en l'isolant à la fois de l'autre cérébroïde, du nerf optique et de la commissure œsophagienne. Mais c'est là une opé-

ration très grave à laquelle l'animal ne survit pas pendant plusieurs jours. Si on veut le conserver vivant pendant plus longtemps, afin d'obtenir une observation plus détaillée, il faut détruire le ganglion cérébroïde sans le mettre à nu; on prend des points de repère, en étudiant préalablement les rapports qui existent entre la position du ganglion et certains points bien déterminés du squelette externe; ces rapports étant une fois connus, on sait où il faut enfoncer l'instrument pour rencontrer le cérébroïde; on fait au fer rouge un orifice dans la chitine; puis, à travers l'orifice, on introduit une aiguille fine, qu'on enfonce de la longueur nécessaire. En employant cette méthode, j'ai pu conserver vivants des Dytiques opérés pendant plusieurs mois (cinq mois au maximum), et observer jour par jour leurs mouvements de rotation; la dissection de l'animal précise le siège de la lésion; après la dissection, on fixe le cerveau, on le durcit, on le colore et on le débite en coupes minces.

Décrivons maintenant le mouvement de manège. Voici par exemple un Dytique auquel on vient de faire une piqûre du ganglion cérébroïde droit. L'animal, placé sur une table aussitôt après l'opération, présente souvent, pendant quelques secondes, une agitation désordonnée; puis il fait quelques mouvements de progression, et on s'aperçoit qu'il marche en cercle. Piqué au cérébroïde droit, il va tourner en fuyant, pour ainsi dire, sa lésion, c'est-à-dire qu'il va se diriger constamment vers la gauche, et décrire par conséquent des cercles en sens inverse des aiguilles d'une montre.

Très souvent, pendant les premiers instants qui suivent l'opération, le cercle est décrit dans le sens opposé, vers la droite, sans qu'on en sache la raison. Passons sur ce phénomène transitoire, et étudions le mouvement circulaire qui va devenir en quelque sorte permanent. L'animal, placé sur un plan uni, s'avance en tournant avec une assez grande régularité; quelquefois le cercle est extrêmement petit, et l'animal ne change guère de place; il pivote sur lui-même; ainsi, il peut tourner autour d'un axe fictif passant par le milieu de son corps; nous appellerons ce mouvement, qui n'a pas encore été signalé, une *rotation en diamètre de cercle*; d'autres fois, ou à d'autres moments, l'axe fictif de rotation passe par l'extrémité de l'abdomen; c'est la *rotation en rayon de cercle*; ou bien encore, le point fixe peut être fourni par l'extrémité d'une de ses pattes, la dernière par exemple, qui demeure immobile; on

peut appeler ce mouvement la *rotation en rayon de cercle autour d'une patte*. Souvent aussi, peut-être même le plus souvent, le cercle décrit est plus grand et peut avoir plusieurs centimètres de diamètre; le corps entier de l'animal est transporté le long de la circonférence; c'est ce que nous appellerons le mouvement de manège à proprement parler.

L'Insecte en marchant a souvent le corps penché et affaissé sur le côté gauche, et le mouvement des trois pattes de ce côté, surtout de la dernière, paraît moins énergique que celui des pattes du côté droit.

Le Dytique a l'avantage de pouvoir être observé sous deux aspects, pendant la marche et pendant la nage. Nous venons de le voir marcher. Jetons-le maintenant dans un aquarium assez grand pour qu'il puisse s'y mouvoir un certain temps sans rencontrer les bords du récipient et s'y accrocher avec ses pattes; le plus souvent il nage avec rapidité, en décrivant des cercles sans fin, et dans le même sens que pendant la marche. Parfois l'animal plonge en tournant; mais souvent aussi, il nage à fleur d'eau, et le cercle décrit n'en est que plus régulier. Le corps penche souvent à gauche, vers l'intérieur du cercle, comme pendant la marche, et il est facile de constater que le coup de rame donné par les pattes du côté droit a plus de force et d'amplitude que celui du côté gauche.

Ce mouvement de rotation dure-t-il longtemps? Faivre, qui a opéré précisément sur des Dytiques, ne le pense pas. « La direction primitive, dit-il, ne persiste pas, et elle est remplacée par des directions tout à fait inverses... Soit une opération pratiquée sur le lobe gauche : après avoir nagé longtemps à droite, le Dytique perd graduellement cette direction, et après quelques heures, se dirige en avant, à la manière des Insectes auxquels on a enlevé la totalité du cerveau. Bientôt la direction change, et l'insecte nage à gauch c'est-à-dire du côté opposé.

« Enfin, il n'est pas rare que l'Insecte n'affecte plus de directi. précise, allant indifféremment à droite ou à gauche. »

Ces conclusions tiennent sans doute aux phénomènes particuliers que produit la méthode opératoire de Faivre; il découvre largement les ganglions cérébroïdes de l'animal, et ceux-ci se trouvant en contact avec l'eau ne tardent pas à s'altérer, comme l'auteur le remarque lui-même; il en résulte qu'un Dytique opéré du cérébroïde gauche est, quelques jours après, atteint dans ses deux cérébroïdes

c'est une nouvelle lésion qui s'ajoute à la première et qui doit probablement en modifier l'effet. J'ai pu reproduire expérimentalement une complication du même genre ; après avoir piqué le cérébroïde droit d'un Dytique et l'avoir fait tourner dans un sens toujours le même, de droite à gauche, pendant plusieurs jours, je pique le cérébroïde gauche, et le mouvement de manège change de sens.

Ce qu'il est essentiel de remarquer, c'est que lorsque la destruction du cérébroïde se fait par une simple piqûre à travers le tégument externe, la rotation dure plusieurs semaines sans jamais changer de sens. C'est ainsi que j'ai expérimenté sur un Dytique qui, opéré à droite, a conservé un mouvement de manège toujours dans le même sens, de droite à gauche, pendant vingt jours ; placé dans un cristallisoir plein d'eau, il faisait environ quinze cercles en une minute, et ne s'arrêtait que quand il pouvait s'accrocher à des herbes qui flottaient dans son petit aquarium.

Il mourut accidentellement le vingtième jour ; j'avais eu l'imprudence de le placer dans le même aquarium qu'un autre Dytique mâle et un Dytique femelle ; il eut la tête tranchée.

Un second Dytique mâle, opéré de la même façon, a tourné en cercle pendant cinq mois, jusqu'à sa mort, et la rotation n'a jamais non plus changé de sens. On voit par ces quelques exemples que le mouvement de manège peut être beaucoup plus durable que Faivre ne l'a cru.

II. — Tels sont les caractères généraux du mouvement de manège ; il faut maintenant étudier de plus près la nature de ce mouvement, et examiner comment l'animal fait mouvoir ses pattes. Nous nous servirons à cet effet de la méthode graphique.

Pour bien comprendre les résultats que nous allons obtenir, il faut d'abord décrire, d'après les auteurs, la marche normale des Insectes. Il a été constaté que, pendant la marche, l'Insecte repose sur un triangle de sustentation formé par les deux pattes extrêmes d'un même côté, et la patte moyenne de l'autre côté, pendant qu'il porte en avant les trois autres pattes. Cette observation, que nous avons trouvée dans la savante physiologie de Jean Müller, et qui est peut-être due à un auteur plus ancien, a été confirmée récemment par M. Carlet, qui ignorait qu'il avait été devancé de près d'un demi-siècle. Je cite ce fait en passant pour montrer combien on néglige la lecture des anciens auteurs, chez lesquels on trouve cepen-

dant si bien décrits les phénomènes qui peuvent être observés sans méthodes spéciales. Quoi qu'il en soit, M. Carlet résume de la façon suivante la marche hexapode : si on désigne par les chiffres 1, 2 et 3 les pattes d'un côté du corps, en commençant par celle du prothorax, et si on désigne par les chiffres 4, 5 et 6 les pattes de l'autre côté du corps, on peut exprimer l'ordre de soulèvement des pattes par la figure 16 (texte), où trois pattes qui se soulèvent en même temps sont réunies par une ligne brisée. Ainsi deux pattes d'une même paire ne se soulèvent pas simultanément; il en est de même de deux pattes successives d'un même côté.

Voici une seconde observation qui ne manque pas d'intérêt. Si on fait marcher l'Insecte sur du papier enfumé, les trois pattes d'un

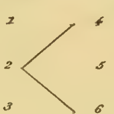


Fig. 16. — Ordre de soulèvement des pattes dans la marche hexapode

même côté viennent se poser successivement au même point, et chacune de ces empreintes triples alterne avec celle des pattes du côté opposé (fig. 17, texte).

Si, ces préliminaires étant posés, on étudie de la même façon un Insecte qui décrit un cercle à grand diamètre, on peut se convaincre que le mouvement de manège est un mouvement de marche bien coordonné. Tout d'abord le chemin suivi est assez régulier; ce n'est pas une série de lignes brisées, c'est bien une ligne courbe, c'est à peu près un cercle; de plus, l'alternance des empreintes appartenant aux deux côtés du corps est conservée, et apparaît aussi nettement que pendant la locomotion normale du même Insecte. Ce fait est très important, parce qu'il nous prouve que, pendant la rotation, les pattes se meuvent dans l'ordre normal. Du reste, on peut faire la même constatation directement, chez les Insectes dont la marche est assez lente pour que l'œil puisse suivre isolément le mouvement de chaque patte : on voit les pattes 1, 3 et 5 se soulever simultanément pendant que les autres pattes restent à l'appui. Nous avons pu faire cette observation sur des *Blaps*, des *Periplaneta*, des *Timarcha*, etc.

La direction circulaire de la marche n'est donc pas le résultat

d'une incoordination motrice. Voilà ce que montre l'observation avec une pleine évidence. Nous devons maintenant confirmer cette première conclusion par des expériences d'un autre ordre, qui vont nous prouver que le mouvement de rotation est produit par l'action combinée des six pattes de l'Insecte.

Pour bien comprendre ce que cette proposition contient de nouveau — car, à première vue, il peut sembler que ce n'est qu'une répétition, sous une forme différente, des observations que nous venons de décrire, — il faut rappeler l'interprétation que quelques auteurs contemporains ont donnée du mouvement de manège. Ces auteurs, remarquant que lorsque l'animal lésé tourne par exemple à droite, les pattes de droite font un pas moins allongé que les autres, ont supposé que les pattes de droite sont atteintes de parésie,

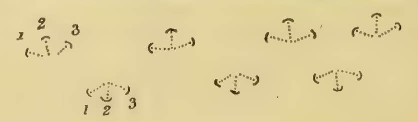


Fig. 17. — Empreintes des pattes pendant la marche. — 1, première patte; 2, deuxième patte; 3, troisième patte. L'animal progresse de droite à gauche.

et que les pattes de gauche ayant conservé l'amplitude normale de leur pas entraînent, par une sorte de conséquence mécanique, l'Insecte à tourner vers la droite. Cette interprétation est inexacte; nous allons montrer que chacune des six pattes exécute des mouvements qui sont destinés à produire la rotation. C'est une vérité qui n'avait point échappé aux anciens auteurs.

En effet, on peut lire dans la savante étude de Faivre que nous avons déjà citée : « L'animal tourne du côté du lobe restant pour deux causes : la première, parce qu'il se repousse à l'aide des pattes du côté opposé; et la seconde, parce qu'il s'attire du même côté à l'aide de ses pattes. La rotation dépend donc d'un ensemble d'actions de toutes les pattes. » Et plus loin, revenant sur la même question, l'auteur ajoute : « le Dytique dispose tout et coordonne tout pour produire ses mouvements toujours dans le même sens [1]. »

L'interprétation précédente n'est nullement hypothétique; elle

1. Page 271.

s'appuie sur les observations les plus précises; Faivre en rapporte plusieurs, qui me paraissent décisives, et moi-même, j'ai pu en faire quelques-unes qui m'avaient conduit à admettre l'interprétation de Faivre avant d'en avoir pris connaissance par la lecture de son travail.

Voici d'abord les expériences de Faivre. Il a cherché à soustraire à la volonté de l'Insecte qui exécutait le mouvement de manège les pattes de tout un côté du corps, afin de voir comment l'animal se servirait des pattes qui resteraient sous l'influence de sa volonté. Pour bien faire comprendre l'expérience, rappelons en deux mots la disposition anatomique des ganglions qui tiennent sous leur dépendance le mouvement des pattes; ce sont trois gros ganglions situés dans le thorax de l'animal; chacun de ces ganglions, qui est primitivement double, est réuni au précédent par deux connectifs parallèles; le premier ganglion thoracique, celui qui innerve la première paire de pattes, est également relié par un double connectif au ganglion sous-œsophagien; et le sous-œsophagien est réuni au cerveau de l'animal par la double commissure œsophagienne. Faivre a supposé que si on coupe un des deux connectifs, mettons par exemple le droit, entre la masse sous-œsophagienne et le premier ganglion thoracique ou entre deux ganglions thoraciques, cette section a pour effet de supprimer l'action des cérébroïdes sur une ou plusieurs pattes du côté droit. Il y aurait peut-être quelques réserves à faire sur ce point; mais le fait certain, et suffisant pour rendre démonstrative l'expérience qui va suivre, c'est que la section du connectif droit affaiblit, selon Faivre, le mouvement de la marche dans les pattes du côté droit, et le Dytique les traîne en marchant. Or, si, après cette opération, on enlève le lobe cérébral du côté droit, on détermine le mouvement habituel de manège, de droite à gauche; l'animal décrit un cercle en sens inverse du mouvement d'une montre; il ne peut pas se servir de ses pattes droites pour se diriger à gauche, mais il se sert de ses pattes gauches, avec lesquelles il s'accroche pour attirer son corps du côté du lobe cérébral resté sain. Si, au lieu d'enlever le lobe cérébral de droite, on enlève celui de gauche, l'animal se dirigera vers la gauche; ne pouvant pas utiliser ses pattes droites qui, par suite de la section du connectif droit, sont soustraites à sa volonté, il emploiera ses pattes gauches, mais d'une façon autre que l'animal de l'expérience précédente; il se repoussera avec ses pattes gauches du côté droit. On peut varier

l'expérience de plusieurs autres façons; le résultat est toujours sensiblement le même, et montre que la lésion exerce son influence sur les deux côtés du corps; l'animal, comme dit Faivre, qu'il tourne à droite ou à gauche, coordonne toutes ses pattes pour produire ses mouvements toujours dans le même sens.

J'ai obtenu un résultat identique à celui de Faivre en employant un procédé plus simple et plus élémentaire; c'est l'amputation d'une ou plusieurs pattes du côté du corps qui regarde la périphérie du cercle décrit et qu'on a considéré parfois comme le plus vigoureux. En privant de quelques-uns de ses membres un côté du corps, on diminue sa prépondérance sur l'autre côté; et cependant, si l'expérience est faite sur un animal qui est affecté du tournoiement depuis plusieurs jours, elle ne modifie pas le sens du mouvement.

Chez les Dytiques, on peut faire une double observation, en profitant de ce fait que ces Coléoptères peuvent marcher et nager. Voyons d'abord ce qui concerne la marche. Il est indispensable de choisir, pour le soumettre à cette épreuve, un sujet qui conserve un mouvement bien net de rotation depuis plusieurs jours. Sur un tel sujet, qui tourne par exemple de gauche à droite, coupons toutes les pattes du côté gauche; l'animal tombe sur le flanc gauche, mais les pattes droites ne restent pas inactives; elles s'accerochent aux aspérités de la surface, et attirent l'animal vers la droite, de sorte qu'il continue à décrire des cercles de gauche à droite. Un Dytique intact se comporte tout autrement quand on le prive des trois pattes d'un même côté; il tourne tantôt dans un sens, tantôt dans le sens opposé; il avance parfois en ligne droite; il ne présente point cet acharnement à tourner toujours dans le même sens.

Voilà pour la progression sur le sol.

Quand on place dans l'eau un Dytique qui présente un mouvement de manège pendant la marche, et qu'on lui coupe les trois pattes du côté où il se dirige dans son mouvement, on n'observe pas les mêmes résultats que pendant la marche sur une surface unie et résistante.

Faivre avait bien noté la différence qui existe à cet égard entre la marche et la natation. « Soit, dit-il, un Dytique auquel on a enlevé le lobe gauche et coupé le connectif gauche; l'Insecte a une tendance à tourner à droite, mais ce mouvement est difficile. En effet, la patte natatoire gauche, agent principal de ce mouvement, est

directement soustraite à l'influence cérébrale; néanmoins, elle se meut et concourt à la natation à droite. Après quelques instants, on voit seulement la patte natatoire droite prendre le dessus, et l'Insecte tourne en sens inverse. »

Les observations que j'ai faites confirment pleinement celles de Faivre et me permettent d'y ajouter quelques détails. Pour simplifier et fixer les idées, supposons que nous ayons sous les yeux un Dytique obligé par sa lésion à tourner de gauche à droite, c'est-à-dire dans le sens des aiguilles d'une montre. Pendant qu'il nage, il se sert, pour avancer dans l'eau, de sa deuxième et de sa troisième paire de pattes; la troisième paire est la plus active, elle est du reste organisée de façon à jouer le rôle de rame; les deux pattes de la troisième paire donnent leur coup de rame simultanément, ce qui est le propre du Dytique, et ce qui n'a pas lieu chez un autre Coléoptère aquatique, l'Hydrophile. La plus grande force, dans le coup de rame, étant donnée dans le mouvement d'avant en arrière, il en résulte que les pattes du côté droit poussent le corps de l'animal vers la gauche, de même que les pattes du côté gauche le poussent vers la droite, et la progression en avant a lieu par la combinaison de ces deux poussées simultanées. Quand le Dytique décrit un cercle vers la droite, il est facile de constater que la patte natatoire de gauche donne le coup de rame avec plus de force et d'amplitude que celle de droite. Si on coupe la patte natatoire de gauche, on prive l'Insecte du principal organe qu'il employait pour nager en tournant; mais, en général, on ne l'empêche pas de tourner dans le même sens ; il fait appel à la seconde patte du côté gauche, qui se trouve dès lors obligée d'exagérer son mouvement pour contre-balancer celui de la seconde et de la troisième patte du côté droit, et le mouvement de tournoiement continue, plus lent, plus pénible, par saccades.

Si maintenant on vient à trancher d'un coup de ciseau cette seconde patte du côté gauche, il peut arriver encore que le Dytique continue à tourner vers la droite; j'ai observé longuement un Insecte qui était dans ce cas; il était privé des deux dernières pattes du côté gauche; il mettait en mouvement celles du côté droit, et il les disposait de façon à décrire des cercles vers la droite ; mais la direction ne persista pas ; le lendemain de l'expérience, l'Insecte tournait dans le sens opposé. C'est là du reste ce qui se produit le plus souvent, et la raison en est facile à com-

prendre. Le Dytique qu'on prive de toutes ses pattes du côté gauche peut encore marcher vers la droite, parce qu'il emploie ses pattes de droite pour s'attirer; il prend avec ses tarses un point d'appui vers lequel il attire son corps; comme cette ressource lui manque dans un milieu liquide, il ne peut plus tourner dans le même sens que sur le sol.

Ces quelques faits, pris dans leur ensemble, ne sont point favorables, nous l'avons dit, à l'opinion émise récemment par quelques auteurs, qui ont pensé que le mouvement de manège résulte uniquement de la prépondérance de pattes placées sur un côté du corps.

D'après ces auteurs, l'Insecte qui tourne à droite est entraîné de ce côté parce que les pattes du côté gauche ont un pas plus allongé. Sans refuser toute importance à ce fait, il convient de rappeler que les six pattes concourent au mouvement en cercle.

III. — On a soutenu dernièrement que le mouvement rotatoire n'est pas produit par des contractions semblables à celles que produit la volonté; on est même allé jusqu'à affirmer que le tracé que l'animal qui tournoie laisse après lui sur le papier enfumé se distingue de celui qui est produit par un Insecte qui tourne volontairement.

Nous ne partageons point cette opinion; nous croyons que dans un certain nombre de cas, les pattes de l'animal se posent de la même façon que s'il tournait volontairement, et que par conséquent *le mécanisme du mouvement de manège peut être celui du mouvement volontaire.*

Il importe, avant tout, de connaître le tracé normal d'un Insecte qui tourne volontairement; beaucoup de patience est nécessaire pour obtenir un pareil tracé. Je suis arrivé à quelques résultats satisfaisants, soit en titillant une antenne d'un Insecte en marche (ce procédé m'a réussi pour les *Timarcha*, qui ont une marche très lente), soit en éclairant latéralement un Insecte photophobe; considérant dans leur ensemble les résultats obtenus, on peut dire que deux cas principaux sont à distinguer : l'Insecte change brusquement de direction en tournant sur place, ou bien le changement est moins brusque, et l'Insecte abandonne lentement la direction primitive, en décrivant un arc de cercle. Dans le cas de rotation brusque, l'Insecte porte en dehors les pattes situées du côté où il

se tourne, et en dedans les autres pattes; s'il veut tourner à droite, il s'attire dans cette direction avec les pattes du côté droit, principalement avec la première patte, et il se repousse avec les pattes du côté gauche. Au contraire, lorsque l'Insecte change lentement de direction en décrivant un arc de cercle, les pattes situées vers le centre du cercle décrit se rapprochent de la ligne médiane, tandis que les autres pattes, celles qui sont situées vers la circonférence du cercle, s'éloignent de la ligne médiane.

Nous n'avons pas pu obtenir des graphiques convenables représentant un changement brusque de direction, parce que l'Insecte marche alors sur son premier tracé, ce qui le rend indistinct et confus. En ce qui concerne les changements lents de direction, nous avons recueilli quelques tracés instructifs qu'on peut schématiser de la manière suivante :

Fig. 18. — Schéma d'une marche volontaire en cercle, chez le *Blaps mortisaga*.

Si on compare la trace des pattes tournées vers la périphérie du cercle à celles des pattes tournées du côté interne, on remarque que la première patte, dans la série interne, se rapproche de la ligne médiane; au contraire, dans la série externe, elle s'en écarte. Dans ce tracé, c'est surtout la première paire de pattes dont la position est modifiée.

Reportons-nous maintenant à des tracés de mouvement de manège, et nous y constaterons à peu près les mêmes faits. La lecture d'un très grand nombre de tracés nous a conduit à la conclusion qu'en général, pendant le manège, les pattes situées vers le centre de rotation se rapprochent de la ligne médiane et les autres

s'en écartent. Voilà la règle générale ; elle souffre peu d'exceptions ; mais elle présente dans son application un très grand nombre de modifications, qui tiennent au nombre des pattes subissant cette tendance à l'excentricité. Chez le *Blaps*, le déplacement se fait spécialement pour la première patte de la série extérieure, qui se

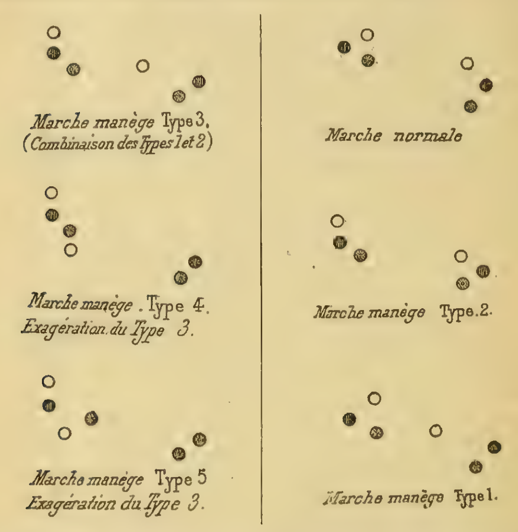


Fig. 19. — Disposition des empreintes dans la marche normale et dans la marche en manège. L'empreinte de la première patte a été pointillée ; celle de la seconde a été couverte de hachures ; celle de la troisième est représentée par un cercle vide. L'Insecte est supposé marche vers le haut de la page, en tournant vers la droite.

rapproche de l'empreinte de la seconde patte, et pour la première patte de la série interne, qui se rapproche de l'empreinte de la troisième patte. Cette disposition se retrouve du reste dans les tracés du *Blaps* qui tourne volontairement.

Ne pouvant nous étendre longuement sur ce trajet, nous résumons dans un tableau schématique (fig. 19) la plupart des dispositions des empreintes pendant la rotation. Un simple coup d'œil jeté sur ce tableau montre la tendance des empreintes à se porter vers un seul côté du tableau : c'est le côté externe du cercle

décrit par l'animal, qui est censé s'avancer en tournant vers sa gauche.

Dans une expérience prolongée, le type de rotation se modifie souvent.

IV. — Quittant pour un moment la question du mécanisme moteur du mouvement de manège, nous devons chercher sous quelle influence psychologique ce phénomène se produit. Faivre a voulu soutenir que le mouvement de manège est une sorte de manifestation volontaire de la part de l'Insecte ; l'Insecte opéré tournerait, d'après cet auteur, parce qu'il a la volonté de tourner.

Bien que la question, ainsi posée, paraisse complexe et difficile à étudier directement, nous avons pu recueillir quelques observations qui semblent démontrer que Faivre s'est trompé. Nous allons voir que dans certaines conditions qu'il convient de préciser, l'Insecte peut lutter contre la rotation, s'efforcer d'y résister, et arriver, au prix de grands efforts, à marcher pendant quelque temps en ligne droite. Ce phénomène si curieux de résistance nous amènera à conclure que *le mouvement de manège peut ne pas être un mouvement volontaire.*

Jusqu'ici nous ne sommes entré dans aucun détail sur le siège des lésions qui ont pour effet de produire le manège ; nous avons toujours supposé que nous étions dans le cas où la lésion avait intéressé un des cérébroïdes de l'animal ; c'est à cette condition expérimentale que se rattachent toutes les descriptions précédentes. La suite de notre étude nous oblige à prendre en considération le siège de la lésion ; au point de vue où nous sommes placé, il faut distinguer deux cas principaux :

1° On peut provoquer le tournoiement en faisant la section des deux pédoncules cérébraux ; le mouvement de manège qui suit cette section n'est point guidé, dirigé, modifié par les ganglions cérébroïdes, puisque les cérébroïdes cessent d'être en continuité de substance avec le ganglion sous-œsophagien et les ganglions de la chaîne thoracique. C'est là une considération anatomique qui ne manque pas d'importance, et qui du reste exerce une certaine influence sur le caractère de la rotation. En effet, l'animal ainsi lésé décrit en général des cercles réguliers qui, sans se superposer exactement, se font sensiblement dans la même aire. On peut schématiser la disposition de ces cercles par la figure 20.

2° Supposons maintenant qu'au lieu de faire la section des pédoncules cérébroïdes on ait enfoncé une aiguille rougie dans un des cérébroïdes, et que la piqûre ait été suffisante pour déterminer le phénomène du manège. L'animal se trouve alors dans des conditions anatomiques toutes différentes; les deux cérébroïdes restent en relation avec le sous-œsophagien et toute la chaîne sous-intestinale; et, de plus, un des lobes cérébroïdes est intact. Le mouvement de manège peut donc subir l'action des centres encéphaliques

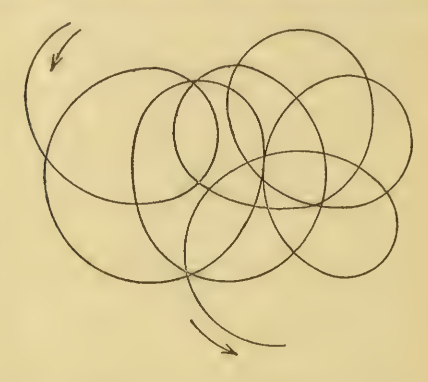


Fig. 20. — Schéma de la direction suivie par l'Insecte, quand le mouvement de manège se produit après la section du collier œsophagien ou la destruction des deux ganglions cérébroïdes.

de l'animal, et c'est très probablement à cette circonstance qu'est dû le caractère tout particulier que présente souvent la rotation; ce caractère consiste dans la combinaison du mouvement de manège avec un mouvement de translation rectiligne dans un sens constant. L'animal, placé sur une table, ne décrit pas ses cercles sans fin à la même place; il suit une direction bien déterminée, et qui paraît volontaire. Le schéma de ce second mouvement de manège est donné par la figure 21.

Prenant un exemple particulier, décrivons la rotation d'un *Blaps mortisaga*.

Il paraît à peu près certain que le mouvement de translation de ce Blaps est un mouvement volontaire, car il se produit constamment dans le même sens, il paraît avoir pour but de fuir la lumière,

et il peut changer de sens si on modifie l'éclairage. Quant au mouvement de rotation, ce n'est point un mouvement de hasard, dû au caprice de l'animal; car celui-ci a eu un des cérébroïdes piqué deux mois auparavant, et depuis cette époque il ne cesse pas de tourner en cercle. L'animal se trouve donc le siège de deux impulsions : une impulsion volontaire, qui lui fait éviter la lumière crue du jour (les *Blaps* sont des espèces photophobes), et une impulsion involontaire, pathologique, qui l'oblige à décrire des cercles.

Il arrive à concilier, dans une certaine mesure, ces deux impulsions, en décrivant une ligne spirale, qui lui permet à la fois de s'éloigner de la source lumineuse, et de tourner en cercle.

Suivons-le attentivement pendant qu'il marche. Il ne décrit pas

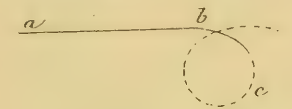


Fig. 21. — Schéma de la direction suivie par l'Insecte, quand le mouvement de manège n'est pas produit par la destruction des deux cérébroïdes, et que l'un des deux cérébroïdes reste intact et peut exercer son action sur les ganglions thoraciques.

toujours à proprement parler une ligne spirale; il peut avancer pendant quelques centimètres en ligne droite; puis, à un certain moment, il subit une déviation à gauche; dès qu'il a commencé ce mouvement de manège, il est obligé de le continuer. Ainsi l'animal peut lutter contre cette tendance tout le long de la ligne *a b* (voir fig. 21); mais s'il commence à décrire l'arc *b c*, il ne peut plus s'arrêter, il est obligé de décrire le cercle entier. Son allure subit alors une modification intéressante; il marchait lentement pendant son trajet en ligne droite; au contraire, il décrit le cercle en courant, comme s'il était pressé d'en finir. L'inconvénient de cette course, surtout quand elle est très rapide, c'est que l'animal, en rencontrant la ligne droite *a b*, la dépasse, et décrit un nouvel arc de cercle qu'il est obligé d'achever avant de reprendre sa marche en ligne droite. Si son allure est moins rapide, il ne dépasse point la ligne *a b*, et peut ne décrire qu'un seul cercle.

La description précédente, hâtons-nous de le dire, est loin de convenir à tous les Insectes qui combinent un mouvement volontaire avec un mouvement de manège. Sans entrer dans d'inutiles descriptions, nous indiquerons que chez un Dytique opéré et tour-

nant la marche vers la lumière se fait ainsi : l'animal se dirige en décrivant un arc de cercle de grand diamètre, qui l'éloigne peu de la direction qu'il veut suivre, et par conséquent de la lumière; arrivé au bout de son arc, il décrit un second arc, très petit, qui le fait revenir à sa ligne droite, et il se remet à marcher vers la lumière.

Il résulte de ce qui précède que la marche en manège n'est point, comme Faivre l'a pensé, une marche volontaire. Quelques autres faits pourraient être ajoutés aux précédents pour achever la démonstration. Nous empruntons le suivant à un auteur suisse, Yersin, qui a fait quelques bonnes expériences sur le Grillon champêtre. Il s'agit d'un Grillon auquel on a fait la section du pédoncule cérébral droit et qui a le mouvement de manège à gauche; « quoique l'animal opéré paraisse manger avec plaisir les aliments qu'on lui présente, il ne demeure pas longtemps auprès d'une brise de pain à laquelle il semble manger avec avidité. Peu à peu il se déplace latéralement à gauche, et l'aliment se trouve hors de sa portée. Si on rapproche le pain de la bouche du grillon, il recommence à manger, puis s'éloigne encore, et de nouveau attaque le pain toutes les fois qu'on le lui présente; mais il semble être dans l'impossibilité de s'en approcher volontairement [1]. » Cette observation, qui paraît avoir été répétée sur six Grillons, montre bien que le mouvement de manège est un acte involontaire.

Enfin, il est à noter que lorsqu'on effraye avec le doigt un animal qui marche en manège, il précipite sa course pour fuir le doigt, mais il n'est pas moins obligé de décrire un cercle qui parfois le ramène précisément à son point de départ.

V. — Deux mots sur l'influence que des excitations périphériques peuvent exercer dans certains cas sur le tournoiement.

J'ai observé une chenille, d'une espèce indéterminée, qui rampait en cercle; il est probable qu'elle avait été piquée par un Hyménoptère ou qu'elle contenait des parasites. Le mouvement de manège était constant dans le même sens et très rapide; dans l'espace de vingt-cinq minutes, la chenille décrivit sous mes yeux deux cent cinquante cercles, sur un espace de 4 centimètres carrés. Si on plaçait l'animal sur un plan vertical, il y dessinait son cercle, mais

1. *Bulletin de la Soc. vaudoise d'histoire naturelle*, 1856-1857, t. V, p. 297.

l'action de la pesanteur déplaçait vers le bas le centre du cercle; sur une tige d'arbre, sur une extrémité de crayon, la chenille conservait son mouvement de rotation. Si, pendant qu'elle décrivait son cercle sur la table, on plaçait une feuille de laitue près d'elle, elle s'arrêtait et mangeait le bord de la feuille quand le chemin décrit l'y conduisait directement; mais si on plaçait la feuille à 1 centimètre en dehors du cercle, l'animal ne changeait pas de direction; au moment où il passait à proximité de la feuille, il s'arrêtait un moment, tournait un peu la tête de ce côté, agitait ses pièces buccales, puis continuait sa marche en cercle.

Je me suis proposé de chercher comment on pourrait modifier ce mouvement de manège, en excitant légèrement les poils situés sur la région postérieure du corps de la chenille. Sous l'influence de cette excitation, et probablement de la frayeur qu'elle produit, le cercle *s'agrandit* et *se déplace*; la chenille ne fait pas ses cercles au même endroit, elle fuit.

VI. — Avant de chercher l'explication des phénomènes de rotation, je crois utile de faire remarquer qu'on peut reproduire ces phénomènes chez un Insecte, sans faire subir de lésions à son système nerveux. On ne peut pas faire l'expérience sur tous les Insectes indistinctement; j'ai choisi le Charançon, parce qu'il n'a pas la marche précipitée et turbulente du Carabe et de la Cicindelle, ni la marche capricieuse du Blaps, qui s'arrête, change de sens, recule, avance, fait un tour..., etc. Le Charançon sur lequel je fais l'expérience pose bien régulièrement ses pattes, ne glisse pas, et s'avance le plus souvent en ligne droite : placé sur le papier enfumé, il reste un moment immobile, puis il fait un pas en avant, s'arrête, fait un second pas, s'arrête de nouveau, et peu à peu les poses diminuent de longueur, et la marche devient extrêmement régulière.

On fixe sur le bord externe d'un élytre un petit fragment de cire rouge, dont le poids, calculé d'après la taille de l'animal, doit ne pas être assez considérable pour renverser l'animal sur le côté ou sur le dos, mais doit être cependant suffisant pour modifier la direction de la marche; il faut aussi avoir la précaution que la cire n'adhère point aux pattes et n'en gêne pas les mouvements. La marche de manège se produit alors toujours vers le côté où la charge a été placée.

Voici la série d'observations que nous faisons : dans une première

expérience, l'animal, sans aucune charge, progresse sensiblement en ligne droite, vers la lumière d'une lampe; dans une seconde expérience, la charge est placée sur le bord externe de l'élytre gauche, l'animal décrit des cercles vers la gauche; troisième expérience, la charge est placée sur le côté droit, et l'animal tourne vers la droite.

Le mouvement de manège n'a point la régularité de celui qu'on obtient avec une lésion nerveuse. Parfois, l'Insecte dessine plusieurs cercles assez réguliers; mais il peut marcher en ligne droite, en se dirigeant vers la lumière, et exceptionnellement il lui arrive de tourner un peu en sens inverse. Ces effets sont dus vraisemblablement à la volonté de l'animal, et ne doivent pas nous étonner; puisqu'un Insecte opéré, un *Blaps* par exemple, peut lutter contre le



Fig. 22. — A gauche, deux empreintes normales. A droite, trois empreintes d'un Charançon portant une charge.

mouvement de manège, cette résistance volontaire se comprend d'autant mieux chez un Insecte dont les deux cérébroïdes sont intacts. Enfin, il arrive parfois que l'animal tourne sur place, dans le sens indiqué par sa charge.

Si on place l'Insecte sur du papier noirci pour recueillir ses empreintes, on constate que la troisième patte du côté qui regarde le centre du cercle se rapproche de la ligne médiane ; c'est une des principales modifications du tracé ; en tout cas, c'est la plus constante. Quelquefois l'empreinte de la troisième paire de pattes, au lieu de se trouver à sa position normale, c'est-à-dire un peu en arrière de l'empreinte de la seconde patte, est placée beaucoup plus en arrière, et se trouve par conséquent en avant de l'empreinte de la première patte, qui est comprise dans l'empreinte suivante. C'est ce que montre la figure 22, qui contient les empreintes du côté droit d'un Charançon allant de droite à gauche.

VII. — L'interprétation des expériences précédentes présente certaines difficultés, que nous devons d'autant plus signaler que quelques auteurs ne paraissent pas y avoir attaché d'importance.

Sans faire de théories, on a admis à peu près couramment que puisque la lésion d'un ganglion cérébroïde produit chez l'Insecte un mouvement de rotation, la direction du mouvement, dans les conditions normales, est produite par les cérébroïdes ; ce sont là, a-t-on pensé, les centres directeurs de la marche, de la nage et du vol ; les cérébroïdes ne coordonnent pas ces mouvements, mais ils les dirigent. Telle est l'opinion de Faivre, qui croit pouvoir résumer ses expériences si précises en disant : « Le cerveau supérieur ou ganglion sus-œsophagien est le siège de la volition et de la direction des mouvements ; le cerveau inférieur, ou ganglion sous-œsophagien, est le siège de la cause excitatrice et de la puissance coordinatrice » ; et un peu plus loin, l'auteur ajoute : « La volition et la direction ont pour siège les lobes cérébraux ; le siège de l'excitation et de la coordination est dans le ganglion sous-œsophagien. Si on enlève le cerveau, l'Insecte cesse de se diriger à volonté, mais il nage et il marche. »

Nous allons examiner avec soin ces propositions. Avant de chercher, à l'exemple de Faivre, à déterminer la fonction normale des ganglions céphaliques de l'Insecte, nous devons chercher à comprendre ce qui se passe sous nos yeux pendant nos vivisections. Nous avons fait une piqûre à un cérébroïde, au droit par exemple, et l'animal tourne à gauche. Quel est le ganglion qui détermine ce mouvement anormal?

A première vue, on répondra : c'est le cérébroïde droit. Nous avons lésé cet organe seulement, et par conséquent c'est lui seul qui peut produire le mouvement de tournoiement ; il semble que rien n'est plus simple, et que nous saisissons ici, avec la dernière évidence, la cause et l'effet.

Mais on peut faire à cette interprétation une objection péremptoire. Nous avons vu que le tournoiement est un mouvement extrêmement complexe, qui non seulement peut être produit par le concours des six pattes de l'animal, mais encore qui s'exécute selon le même mécanisme qu'un mouvement de rotation volontaire. Or, si c'était réellement le ganglion cérébroïde qui était chargé de produire le mouvement de manège, on ne comprendrait pas la possibilité de provoquer une réaction aussi délicate avec une lésion grossière du ganglion cérébroïde. Ce n'est pas en criblant un organe de coups d'épingle qu'on le sollicite à accomplir sa fonction normale. Du reste, nous avons vu que même lorsqu'on sectionne par le

milieu le cérébroïde droit, lorsqu'on l'écrase entre les deux mors d'une pince, lorsqu'on l'enlève complètement, l'Insecte continue à tourner à gauche; si c'était le cérébroïde qui déterminait cette rotation, la suppression de l'organe devrait nécessairement supprimer sa fonction.

Nous sommes donc amené à rejeter complètement l'explication précédente.

Cette première explication étant rejetée, nous en trouvons une autre. On peut conjecturer que lorsqu'on lèse un cérébroïde, on diminue son activité, on le paralyse, et alors le second cérébroïde, celui qui n'a pas été atteint et qui reste normal, devient prépondérant; il exerce seul peut-être une action, qui, dans les conditions normales, est contre-balancée par celle de l'autre cérébroïde; agissant seul, il est capable de diriger la locomotion de l'animal dans un sens inusité. Cette seconde hypothèse ne nous paraît pas plus exacte que la précédente; car si on lèse gravement le second cérébroïde, si on l'enlève entièrement, la rotation continue, seulement elle change de sens. Tout ceci montre que les lésions nerveuses, souvent très grossières, qui produisent le mouvement de manège, le produisent par un phénomène d'irritation, qui se propage des cérébroïdes excités aux autres ganglions de la chaîne.

Disons-le tout de suite, une lésion particulière du sous-œsophagien, ou des premiers ganglions thoraciques, ou la section d'un des deux connectifs réunissant ces divers ganglions, peut provoquer le mouvement de rotation.

L'étude des faits précédents nous amène à accepter provisoirement les hypothèses suivantes.

Quand un Insecte intact s'avance en ligne droite, par l'action combinée de ses six pattes, il existe une harmonie parfaite entre la force des pattes des deux côtés du corps. Si l'on admet que la coordination de la marche est sous la dépendance du ganglion sous-œsophagien (Faivre), on peut dire que dans la marche rectiligne ce ganglion envoie des excitations égales dans les deux côtés du corps.

Il n'en est plus de même quand l'Insecte marche en manège; les pattes du côté externe au cercle décrit font nécessairement un pas plus allongé que les pattes de l'autre côté. Ceci est un fait d'observation indéniable. On pourrait l'expliquer de différentes façons, y voir par exemple un effet du mouvement de manège et admettre

que c'est précisément parce que l'Insecte marche en manège, qu'il allonge le pas avec les pattes situées d'un même côté de son corps. Ce n'est pas cette hypothèse que nous accepterons. Nous supposerons au contraire que le mouvement de manège est un résultat de l'amplitude. Si l'Insecte marche en cercle, c'est que les pattes d'un côté, ayant un pas plus allongé que les autres pattes, l'entraînent à tourner.

Suivons l'application de cette hypothèse dans les différents cas créés par l'expérimentation. Lorsqu'on a fait une lésion d'un lobe cérébroïde, il se produit un phénomène d'irritation qui retentit sur les pattes du côté opéré ; et ces pattes exécutent alors des mouvements plus grands que celles du côté sain, de sorte que l'animal est entraîné à tourner du côté opéré au côté sain ; c'est du moins ce qui se passe habituellement. On comprend en outre qu'avec le lobe cérébroïde qui lui reste, l'animal puisse résister au mouvement de manège, en augmentant l'excitation volontaire qu'il envoie aux pattes du côté sain.

La destruction totale d'un cérébroïde produit le mouvement de manège, parce que, selon nous, ce phénomène n'a besoin pour se produire que d'une *excitation*. Nous avons dit déjà que si le mouvement de manège était un acte psychique complexe, produit par les cérébroïdes, il ne pourrait pas survivre à leur destruction.

Ce qui confirme encore cette opinion, c'est que la section du pédoncule cérébral produit le même effet que la piqûre du cérébroïde.

La lésion du sous-œsophagien joue le même rôle que celle du cérébroïde dans le développement du mouvement de manège, avec cette différence toutefois que ce ganglion étant le centre de la coordination de la marche, une lésion trop grave produit une marche incoordonné.

Ainsi *la cause primitive du mouvement de manège consiste dans une excitation inégale des deux côtés du corps.*

Mais si l'on s'en tenait à cette proposition, on ne pourrait expliquer une foule de phénomènes délicats que nous avons énumérés, et qui ont été opposés par Faivre. C'est ici qu'intervient une seconde hypothèse, qui est le complément nécessaire de la précédente. Nous supposons que l'animal *s'adapte* à cette excitation inégale des deux côtés de son corps.

Voici comment il faut entendre cet acte d'adaptation ; il existe

entre les différentes pattes des associations physiologiques, qui font que lorsque l'une d'elles exécute un mouvement, les autres exécutent des mouvements qui s'harmonisent avec le précédent. Supposons que l'animal veuille décrire un demi-cercle vers la gauche, il envoie volontairement à ses trois pattes de droite une excitation plus forte qu'aux pattes de gauche ; et en même temps il adapte les pattes de gauche au même mouvement de rotation, en les rapprochant de la ligne médiane ; il s'établit de la sorte une association physiologique entre ces divers mouvements, qui produisent la rotation ; cette association a l'effet suivant, bien connu : si un de ces mouvements spéciaux, qui font partie de l'association, est provoqué isolément, tous les autres mouvements associés auront une tendance à se produire et se produiront réellement dans certains cas. Si par exemple, par l'artifice d'une lésion unilatérale, on excite davantage les pattes de droite que celles de gauche, on met ainsi en œuvre la coordination de la rotation à gauche, et par conséquent les pattes de gauche vont exécuter le mouvement qu'elles auraient exécuté dans le cas où l'animal aurait voulu tourner à gauche. Cette hypothèse me paraît rendre compte de toutes les expériences qui ont été rapportées, et notamment de ce fait qu'un Insecte qui, par suite d'une lésion des cérébroïdes, tourne à gauche, continuera sa rotation dans le même sens et s'attirera à gauche avec ses pattes gauches, si on lui coupe les pattes de droite. L'amputation de ces pattes n'empêche pas que leurs centres moteurs reçoivent une excitation plus forte que les centres moteurs des pattes de gauche ; le premier terme de la coordination motrice qui produit la rotation à gauche se trouve réalisé, et par conséquent la série des phénomènes associés se déroule régulièrement.

A l'inverse, si on ralentit le mouvement des pattes du côté droit, en chargeant le corps de l'animal avec un poids dont le centre de gravité passe par ce côté du corps, on réalise ainsi un des termes de la coordination motrice qui produit la rotation vers la droite, et l'animal tourne vers la droite.

Nous nous contentons d'indiquer cette hypothèse, qui nous paraît avoir l'avantage de grouper tous les faits connus ; des recherches ultérieures permettront sans doute de lui donner une forme plus précise.

II

LOCALISATIONS SENSITIVES ET MOTRICES DANS LA CHAINE GANGLIONNAIRE DES INSECTES

Il résulte des expériences déjà anciennes de Dugès sur la Mante religieuse, de Yersin sur le Criquet et la Blatte, et de quelques autres auteurs, que les ganglions de la chaîne sous-intestinale sont des centres nerveux réunissant à la fois les fonctions motrices et sensitives; en effet, si on isole un de ces ganglions, en sectionnant les cordons qui le réunissent aux autres ganglions de la chaîne, on peut constater que cette section ne prive pas de la sensibilité et du mouvement le segment du corps qui est innervé par ce ganglion; supposons par exemple que ce soit le premier ganglion thoracique qu'on ait isolé par une double section ; il innerve la première paire de pattes; si l'on vient à toucher légèrement ou à pincer le tarse d'une des deux pattes antérieures, celle-ci exécute un mouvement de défense; elle sent le contact et elle est mobile; et comme la patte n'est en relation, dans les conditions de l'expérience, qu'avec un seul ganglion, le ganglion prothoracique, il en résulte nécessairement que cette masse nerveuse est à la fois un centre sensitif et un centre moteur pour la première paire de pattes.

Nous nous sommes proposé de rechercher s'il ne serait pas possible de faire une localisation précise de la sensibilité et de la motilité dans les ganglions thoraciques.

L'idée de ces recherches est fort ancienne ; elle remonte même à Newport, qui s'inspirant de la découverte de Ch. Bell, son compatriote, sur les racines sensitives et motrices de la moelle des Vertébrés, chercha à localiser semblablement la sensibilité et le mouvement dans le système nerveux des Arthropodes. Ses études sur un Crustacé, l'*Astacus marinus*, lui firent admettre que la chaîne ganglionnaire se compose de deux cordons superposés; sur le trajet du cordon inférieur sont disposés les renflements ganglionnaires ; le cordon supérieur superposé au précédent est uniforme dans toute son étendue. Newport admit que le cordon supérieur est moteur et que le cordon inférieur est sensitif. Divers auteurs confirmèrent ces résultats anatomiques.

L'expérimentation directe fut employée méthodiquement pour la

première fois par Faivre, dont nous avons eu souvent l'occasion de signaler les travaux. Cet habile et conscienciecnx observateur arriva à reconnaître, en expérimentant sur le Dytique, que la face supérieure des ganglions thoraciques est plus spécialement en rapport avec la motilité, tandis que la face inférieure est directement en relation avec la sensibilité. Nous aurons l'occasion, chemin faisant, d'apprécier l'exactitude de ces résultats.

Ici se termine le court historique de la question que nous avons étudiée; aucun autre expérimentateur, à notre connaissance, n'a repris les expériences de Faivre [1].

Nos expériences ont été faites sur deux genres voisins de la famille des Dytiscides, le Dytique (*Dytiscus marginalis*, *punctatus*, *etc.*) et le Cybister (*Cybister Rœselii*). La chaîne ganglionnaire, chez ces deux espèces, présente quelques différences qu'il est important de connaître. Chez le Dytique les trois ganglions thoraciques sont distincts (voir les planches publiées par Émile Blanchard); ils ne sont pas exactement placés à égale distance les uns des autres; le second ganglion est plus rapproché du troisième que du premier. Chez le Cybister, le rapprochement de ces deux dernières masses ganglionnaires est beaucoup plus accentué; elles sont complètement réunies en une masse unique; une dépression transversale et une petite fossette médiane sont les seuls caractères qui révèlent, dans l'aspect extérieur de ce ganglion unique, sa dualité primitive.

On peut remarquer en outre que la partie abdominale de la chaîne ganglionnaire présente également chez le Cybister une plus grande coalescence que chez le Dytique; en effet, les ganglions abdominaux sont rapprochés et contigus, sans toutefois se souder ensemble, tandis que chez le Dytique, il existe entre chacun d'eux un plus grand écart et entre le premier et le second une distance notable.

Chacun des trois ganglions thoraciques émet un grand nombre de nerfs, dont la plupart naissent sur le bord latéral des ganglions. Au point de vue qui nous occupe, on peut résumer de la manière suivante la description de ces nerfs : il part de chaque ganglion trois paires principales de nerfs; la première paire, émise par le ganglion prothoracique, se distribue plus particulièrement dans les

1. Lemoine et Yung ont répété ces expériences sur les Crustacés avec des résultats sensiblement différents.

muscles rétracteurs de la tête; dans les autres ganglions du thorax, cette première paire se rend dans les ailes; la paire moyenne se rend dans les muscles du thorax et la troisième paire dans les pattes. Comme nous expérimenterons spécialement sur la sensibilité et le mouvement des pattes, c'est cette dernière paire nerveuse qui nous intéresse spécialement. Il est donc important de signaler que chez le Dytique et chez le Cybister elle a une origine parfaitement distincte des autres.

Le premier temps de l'expérience consiste à produire une lésion d'un des ganglions thoraciques avec une pointe rougie ou non. Nous étendons l'animal sur une plaque de liège, renversé sur le dos; on fléchit la tête fortement en arrière. Faivre procédait alors de la manière suivante; il détachait la membrane qui unit la tête au thorax, pour faire la lésion du ganglion. Ce procédé, qu'il est avantageux d'employer dans les premières recherches pour bien se familiariser avec les rapports des parties, a l'inconvénient de laisser le ganglion entrer en contact avec l'eau quand on replace l'animal opéré dans un cristallisoir. Nous avons préféré piquer le ganglion avec une aiguille fine à travers la membrane articulaire laissée en place.

En se servant d'une loupe et en faisant jouer la lumière sur la membrane arthrodiale qui unit la tête au thorax, de façon à obtenir un éclairage propice, on ne tarde pas à apercevoir par transparence dans la région du cou les deux connectifs unissant le premier ganglion thoracique au ganglion sous-œsophagien; et chez le Dytique, la portion antérieure du ganglion prothoracique apparaît.

De même, entre le prothorax et le mésothorax, sous le sternum prothoracique, on peut voir la moitié postérieure du premier ganglion, et sous le sternum mésothoracique la moitié antérieure du second; il est alors facile de les atteindre avec une aiguille fine. Les mouvements généraux de l'animal indiquent le moment où l'on parvient à léser le ganglion. L'animal supporte bien les conséquences de cette opération; j'en ai conservé plusieurs vivants pendant plus de quinze jours.

Après la période d'observation, on dissèque l'Insecte rapidement, on met à nu les ganglions thoraciques et on les fixe au moyen du sublimé à chaud; après lavage dans l'eau courante, on reprend la dissection, qu'on achève; on peut alors souvent distinguer à la loupe, sous la forme d'une ou plusieurs taches foncées,

les lésions faites sur le ganglion; on le traite par les méthodes ordinaires, on l'inclut dans la paraffine, on le coupe, et on le colore sur lames. Il ne reste plus qu'à faire l'examen microscopique de la nature et du siège de la lésion.

Avant d'exposer les expériences, je résumerai quelques règles d'observation que j'ai cru devoir suivre et qui ont pour but d'éviter de nombreuses causes d'erreurs, dont je ne me suis aperçu que peu à peu, et à mes dépens.

Il est nécessaire, cela va sans dire, de n'expérimenter que sur des animaux dont on connaît les mœurs. Ainsi, il faut savoir que le Cybister est moins habile à la locomotion terrestre que le Dytique; placé sur le sol, il marche en se traînant sur le ventre, et il ne se décide que lentement à faire usage de sa première paire de pattes. Ce qui est plus important, c'est de ne commencer aucune expérience sur un animal avant de l'avoir observé soigneusement pendant qu'il est intact. Si l'on doit agir sur un ganglion thoracique, on aura soin d'examiner la sensibilité et la motilité de toutes les pattes, afin de ne pas attribuer ensuite à la lésion une disposition qui était antérieure à l'expérience. Ceci fait, il faut examiner ensuite le ganglion par transparence à travers la membrane articulaire; à ce moment, on peut opérer sans s'en douter des tractions sur les nerfs, qui amèneront des désordres; et par conséquent il est utile de ne pas pratiquer la lésion avant de s'être assuré qu'au moment où on va enfoncer l'épingle l'animal est bien intact et conserve la sensibilité et le mouvement de toutes ses pattes.

Quand l'opération vient d'être pratiquée, il s'agit de chercher le symptôme qui en est le résultat. Cette recherche, pour être soigneuse, doit être longue; il faut avoir soin, en la prolongeant, de ne pas maintenir trop longtemps l'animal à sec; le Dytique et le Cybister sont des Coléoptères aquatiques; on doit donc, de temps en temps, les tremper dans l'eau d'un aquarium, ou les y laisser séjourner pendant quelques secondes. Cette précaution permet, par la même occasion, d'étudier les mouvements de natation, et de les comparer aux mouvements de la marche.

L'examen de la motilité offre moins de difficultés que celui de la sensibilité. Il est généralement facile de s'assurer si une patte est mobile ou non pendant les réactions réflexes, et si l'animal s'en sert pour marcher. La seule recommandation à faire, c'est de n'attacher d'importance à un résultat négatif que lorsqu'il se répète

un très grand nombre de fois. L'examen de la sensibilité présente des difficultés très grandes, qui tiennent sans doute à des causes multiples. On procède en général de la façon suivante : on attend que l'animal soit dans un état d'immobilité; on touche légèrement le tarse d'une patte, et si on n'obtient pas de mouvement, on le pince; si l'animal réagit avec cette patte et toutes les autres, c'est qu'il sent. Plus de doute, l'épreuve est décisive. Mais parfois il arrive que l'excitation n'est suivie d'aucun mouvement : c'est alors qu'il faut être prudent et ne pas conclure trop vite à l'insensibilité. Il peut arriver qu'un Insecte intact, placé dans les mêmes conditions, ne réagisse pas. J'ai souvent constaté qu'en tenant un Insecte entre les doigts, on produit parfois en lui un état particulier, analogue peut-être à la *cataplexie* de Preyer, état dans lequel on peut pincer et même écraser les tarses de l'animal sans qu'il fasse un mouvement de douleur; l'animal cependant n'a pas perdu sa sensibilité, car un moment après, il peut réagir à une excitation moins forte. Cet état particulier a moins de chance de se produire quand l'animal est sur la table, dans sa position normale; et c'est par conséquent dans cette position qu'il est préférable d'explorer sa sensibilité. En outre, je crois qu'il est prudent de ne tenir compte du défaut de réaction d'une patte à une excitation que dans le cas où la même excitation portée sur une autre patte produit un réflexe. C'est une règle que je n'ai jamais transgressée.

L'observation prise et écrite, il faut conserver l'opéré à l'état vivant aussi longtemps que possible; la lésion produit souvent des effets passagers qui se superposent aux effets durables et peuvent même les masquer; le temps seul permet de faire la distinction. Ainsi, chez un Cybister, une piqûre, dont le siège sera indiqué plus loin, a produit dans les premiers moments de l'opération une paralysie complète de la sensibilité et du mouvement dans une patte; au bout de quelques jours, le mouvement est revenu, et la sensibilité seule est restée détruite.

Enfin, il est un dernier motif, et non le moindre, que nous devons faire valoir. Quand on peut continuer à observer un même animal pendant plusieurs jours de suite, non seulement on reconnaît certains symptômes délicats qui avaient échappé à un premier examen, mais encore et surtout on peut contrôler par des épreuves multiples les premières observations. J'ai usé, à ce sujet, d'un artifice destiné à me protéger contre moi-même, c'est-à-dire contre des

idées préconçues. J'avais en observation plusieurs animaux, qui étaient tous marqués, pour empêcher une confusion; chaque jour ou à peu près, je recommençais l'observation de chaque animal, en ayant soin de ne pas relire l'observation prise la veille; par conséquent, vu la multiplicité des animaux en expérience, j'ignorais complètement le symptôme à chercher; et je consignais le résultat de mon examen tout de suite. Il en résulte que l'accord de mes observations successives sur un même animal présente, pour moi, une grande garantie de véracité; et ceux qui tenteront ce genre de recherches, notamment sur la sensibilité, verront que ces précautions ne sont point inutiles.

Des recherches que nous avons faites, nous retiendrons les points suivants :

1° Après l'opération chirurgicale, pendant une période qui peut durer quelques minutes, quelques heures, parfois même un jour, il peut se produire des phénomènes d'insensibilité et de paralysie qui sont transitoires, mais la lésion d'un ganglion thoracique ne produit rien de comparable à un choc nerveux;

2° La perte de sensibilité se fait le plus souvent de la périphérie au centre; il y a souvent des pertes de sensibilité partielle, qui ne portent que sur le tarse, ou même que sur le dernier article du tarse;

3° Un des signes les plus nets de la paralysie motrice d'une patte est la paralysie des crochets, qui chez l'animal intact s'ouvrent à chaque appui de la patte sur le sol, puis se referment;

4° Dans les paralysies complètes de la sensibilité et du mouvement, on voit se produire fréquemment, par suite de phénomènes de nécrose, le détachement d'un ou plusieurs des articles du tarse;

5° Chez les mâles opérés, on remarque fréquemment que la ventouse adhère au sol pendant la marche, et l'animal est obligé de faire de violents efforts pour la détacher; cette adhérence se fait aussi contre le fond de verre quand l'animal est placé dans un cristallisoir; — on remarque parfois, mais beaucoup plus rarement, le même phénomène chez des animaux intacts;

6° Il se produit chez quelques animaux opérés des mouvements convulsifs spontanés soit dans la patte paralysée, soit dans toutes les pattes;

7° Locomotion et pouvoir réflexe. On peut étudier la motilité d'une patte comparativement dans les mouvements de la marche

et dans les mouvements réflexes qu'on produit, l'animal étant renversé sur le dos, par une excitation des palpes, des antennes, d'une autre patte ou du pygidium. A plusieurs reprises, chez plusieurs Insectes, nous avons rencontré une indépendance complète de l'activité de locomotion et de l'activité réflexe. Nous en citerons quelques exemples.

Dytique mâle opéré le 3 mai 1892; lésion du 2e ganglion thoracique. La 2e patte du côté gauche est paralysée du mouvement pendant la marche, et l'animal progresse d'une manière saccadée en inclinant le corps un peu sur le côté gauche; pendant la marche, la 2e patte du côté gauche se raidit dans une extension forcée, de manière à former une ligne perpendiculaire avec l'axe antéro-postérieur de l'Insecte; elle ne touche pas le sol. Jours suivants, mêmes faits. — 9 mai. On observe que lorsque l'animal est renversé sur le dos, l'excitation des palpes ou des pattes de la première paire produit des mouvements réflexes généralisés; la 2e patte de gauche prend part à ces mouvements, mais elle ne les exécute pas de la même manière; elle n'a pas un mouvement adapté, intelligent, comme celui par exemple de la 2e patte de droite, qui se porte vers la partie irritée. — 31 mai. L'activité réflexe de la 2e patte de gauche, qui reste toujours insensible à l'excitation directe et paralysée pendant la marche, paraît supérieure à celle des autres pattes. L'animal étant sur le dos, si on excite doucement une antenne ou un palpe par un léger contact, la 2e patte de gauche réagit seule, par un petit mouvement brusque de flexion. Si l'excitation est plus forte, les réflexes éclatent dans toutes les pattes.

Nous avons fait des observations analogues sur trois autres Insectes opérés : le pouvoir réflexe peut être non seulement conservé, mais encore augmenté dans une patte paralysée pendant la marche.

Nous avons maintenant à parler des lésions. Nous ne pouvons pas étudier à fond ce sujet si intéressant, parce que les ganglions nerveux du Dytique ne se prêtent malheureusement pas à de bonnes fixations. Nous avons dit plus haut que ces ganglions sont entourés d'une enveloppe conjonctive épaisse qui est un obstacle à la pénétration des réactifs; même fixé sur le vivant, le ganglion présente des altérations cadavériques, spécialement dans le protoplasma des cellules nerveuses. Nous comptons reprendre cette étude sur d'autres Insectes.

Le siège de la lésion se reconnaît pour ainsi dire à première vue sur les coupes, par la présence d'une substance amorphe colorée en jaune brunâtre qui occupe en général le centre de la lésion, quand celle-ci a été faite sous forme de piqûre. Comme nous avons lésé dans nos expériences les ganglions en perçant avec une aiguille la membrane arthrodiale, il nous paraît probable que de petits fragments de cette membrane ont dû être arrachés par la pointe de l'aiguille, être introduits dans la plaie, et former là ces petits amas de substance brunâtre que nous signalons. Tout autour de cette partie centrale, les tissus ont subi une modification dans leurs réactions histo-chimiques; ils se colorent plus vivement que les parties plus éloignées, ce qui tient non seulement à une coloration diffuse, mais à une plus grande abondance de cellules conjonctives, qui fixent fortement les matières colorantes, par exemple le carmin borique après fixation par le sublimé. Enfin, il est à noter qu'on observe dans le tissu qui entoure la plaie une structure particulière qui donne l'aspect d'une striation circulaire et concentrique. Cette striation est produite par des fibres pâles, et d'autres se colorant vivement. Nous ne chercherons à donner pour le moment aucune explication de ces différentes modifications (voir fig. 23, texte).

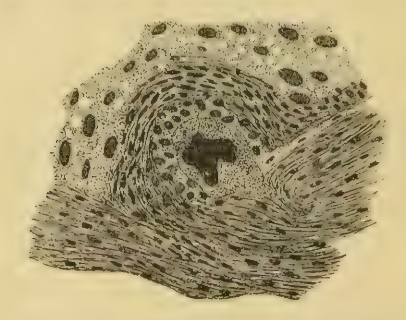


Fig. 23. — Lésion produite par une piqûre dans un ganglion nerveux de *Dytiscus*.

Quand la plaie produite par l'aiguille est suffisamment large, elle laisse un orifice par lequel la substance interne du ganglion fait hernie en dehors du ganglion, ce qui amène dans l'organisation interne de celui-ci des troubles profonds.

Relativement au siège des lésions, nous ne ferons aucun résumé, mais nous nous bornerons à donner deux de nos observations les plus typiques.

Observation I. — Dytique femelle opérée le 29 février 1892, lésion du 2e ganglion thoracique. Après l'opération, on observe une grande agitation, des mouvements convulsifs dans la 3e paire de pattes et dans la 2e patte du côté gauche. En outre, cette 2e patte du côté gauche est paralysée pendant la marche.

2 mars. — Les phénomènes précédents se sont bien amendés. L'animal marche bien, toutes ses pattes sont sensibles, les réflexes sont normaux partout, et fait important, l'animal réagit avec toutes ses pattes soit qu'on excite une antenne ou un palpe, soit qu'on excite le pygidium.

5 mars. — Des pertes de sensibilité apparaissent dans la 2e paire de pattes et aussi dans la première; les mouvements sont moins nets et la marche est difficile. La 3e paire de pattes est seule bien sensible et bien mobile.

La conductibilité antéro-postérieure et postéro-antérieure est bien conservée. On sacrifie l'animal. Les coupes montrent que la lésion qui a eu lieu dans le sens antéro-postérieur est énorme; elle occupe la région centrale du ganglion mésothoracique et ne respecte que les deux lobules cruraux latéraux.

Deux points sont à retenir : le premier, c'est que malgré la destruction de la région centrale du ganglion, celle où passent les connectifs, la conductibilité a continué à se faire; une excitation des palpes retentissait sur les pattes de la 3e paire, et une excitation du pygidium parvenait jusqu'à la tête; la conductibilité des excitations était donc conservée dans les deux sens, malgré l'interruption des connectifs dans le 2e ganglion thoracique. Il nous paraît probable que l'excitation devait passer par les lobules cruraux. La seconde remarque à faire, c'est que, quoique les lobules cruraux fussent intacts, des phénomènes de paralysie se sont produits au bout de quatre à cinq jours dans la 2e paire de pattes, sans doute par un effet du voisinage de la lésion.

Obs. II. — Dytique mâle opéré le 15 février. Nous abrégeons la description pour arriver de suite au point important. Le 28 février, l'animal marche avec ses 3 paires de pattes; il a une conductibilité bien conservée dans les deux sens. Il présente seulement quelque chose d'anormal dans la 2e patte droite : quand il est renversé sur le dos, si on caresse légèrement avec une plume le tarse de la 2e patte droite, il se produit un léger mouvement dans les autres pattes; mais si on pince fortement les différents segments du membre, l'animal ne se débat pas avec force et ne donne pas de signes de douleur, comme il le fait quand on pince de la même manière la 2e patte gauche. Sous l'influence d'un pincement énergique, la 2e patte du côté droit fléchit; elle paraît donc avoir conservé la sensibilité réflexe, non la sensibilité douloureuse. On fait avec une paire de ciseaux la section de la tête; aussitôt après, l'animal, placé

sur la table, recule et gratte avec sa première patte gauche le bord antérieur de gauche de la section. L'animal étant mis sur le dos a des mouvements réflexes de toutes les pattes, la 2e patte droite exécute des mouvements comme les autres. Si on pince cette patte, elle ne donne pas de mouvements généraux dans les autres pattes (réaction douloureuse abolie) comme on en obtient en pinçant la 2e patte gauche. L'animal est ensuite disséqué et fixé. Le résultat de l'examen microscopique est tout à fait probant; on constate une lésion sur la face inférieure du ganglion mésothoracique, d'un seul côté, le côté correspondant à la 2e patte droite.

Nous trouvons ici une confirmation intéressante des expériences de Faivre.

CONCLUSIONS

1° On peut, par une technique particulière (hématoxyline après mordançage par le cuivre, et safranine) obtenir une double coloration pour le protoplasma de la cellule nerveuse et pour le cylindre-axe qui part de cette cellule (chez l'Écrevisse, la Langouste, etc.); grâce à cette double coloration, on peut suivre le trajet des fibres nerveuses du cylindre-axe dans le protoplasma, constater qu'elles n'entrent pas en relation avec le noyau, que dans certaines cellules les fibres nerveuses restent réunies en faisceau et décrivent une spire autour du noyau avant de se séparer (cylindre-axe intracellulaire); que dans d'autres cellules nerveuses les fibrilles s'écartent régulièrement les unes des autres, dès leur pénétration dans la cellule, et décrivent des lignes spirales dans les couches les plus superficielles, corticales du protoplasma; que les régions du protoplasma qui sont les plus voisines du noyau sont pauvres en fibres nerveuses et se colorent autrement que les régions périphériques, etc.

2° La majorité des cellules nerveuses d'Insectes sont piriformes, unipolaires, et émettent un prolongement d'un calibre régulier, d'où partent latéralement des branches fines qui se ramifient; parfois le prolongement primitif se divise en deux prolongements secondaires, placés symétriquement. Le prolongement primitif des cellules de grande dimension, qui peut être suivi dans un certain nombre de cas, se continue dans les nerfs périphériques ou dans les connectifs. (Méthode d'Ehrlich.)

3° L'organisation interne d'un ganglion abdominal d'Insecte com-

prend deux colonnes ventrales et un lobule ventral inférieur, formés d'une substance fibrillaire très dense et très fine (substance médullaire des anciens auteurs), et un lobe dorsal, formé d'une substance fibrillaire plus clairsemée et plus grossière, traversé par trois groupes de connectifs dorsaux. Le nerf abdominal a trois racines, dont une est dorsale, et les deux autres se rendent dans la colonne ventrale et le lobule ventral inférieur. Un ganglion thoracique n'est pas autre chose, considéré dans son ensemble, qu'un ganglion abdominal auquel se surajoutent latéralement deux lobes cruraux. Le nerf crural se compose de deux genres de fibres : des fibres très fines, se noircissant sous l'influence de l'acide osmique, et ne se colorant pas par le carmin borique après fixation par le sublimé; et des fibres plus épaisses, se colorant par le carmin borique; les premières de ces fibres se rendent dans la partie ventrale du ganglion et les secondes dans la partie dorsale. Pour la description complète du trajet des racines crurales, voir le texte. Le nerf alaire a deux racines principales : une dorsale, qui se rend dans la région dorsale, et une ventrale, qui aboutit à la colonne ventrale. Chez les espèces aptésiques, il se produit une réduction, la racine ventrale du nerf alaire du 2e thoracique persiste seule, d'où la conclusion que c'est là une racine sensitive. Pendant l'état larvaire, le nerf alaire est représenté par un nerf du type abdominal. Chez les Diptères qui possèdent un balancier, le nerf très volumineux qui part de cet organe traverse la masse des ganglions thoraciques et se rend dans les ganglions de la tête, d'où la conclusion que c'est là un nerf de sensibilité spéciale. Il existe dans le premier ganglion abdominal de la Cigale un lobe vocal qui paraît être uniquement moteur. Pour le ganglion sous-œsophagien, je renvoie au texte.

4° Les expériences de physiologie, confirmant les démonstrations anatomiques, montrent que le lobe ventral du ganglion est sensible et que le lobe dorsal est moteur.

5° Le mouvement de manège des Insectes est dû à une excitation inégale des pattes des deux côtés du corps, excitation qui réveille par association fonctionnelle le mécanisme moteur du tournoiement volontaire [1].

1. Travail fait au Laboratoire de M. Balbiani, au Collège de France.

Explication des planches.

Légende générale.

br. cy. i. — Branches du cylindre-axe intracellulaire.
c. con. Cellules conjonctives.
c. d. i. Connectif dorsal inférieur.
c. d. m. Connectif dorsal moyen.
c. d. s. Connectif dorsal supérieur.
c. g. Cellule géante.
c. ner. Cellule nerveuse.
c. t. Commissure transverse des deux connectifs dorsaux inférieurs.
con. v. Connectif ventral.
con. Connectif.
c. v. Colonne ventrale.
c. v. a. Commissure ventrale antérieure.
c. v. p. Commissure ventrale postérieure.
cy. Cylindre-axe.
cy. i. Cylindre-axe intracellulaire.
f. s. Fibre spirale.
g. a. Ganglion abdominal.
g. l. Ganglion labial.
g. m. Ganglion mandibulaire.
g. ma. Ganglion maxillaire.
g. més. Ganglion mésothoracique.
g. mét. Ganglion métathoracique.
g. prot. Ganglion prothoracique.
g. sous-œs. Ganglion sous-œsophagien.
l. cr. Lobe crural.
l. l. Lobe latéral.
l. v. i. Lobule ventral inférieur.
l. voc. Lobule vocal.
m. c. i. Masse crurale inférieure.
m. l. Mamelon latéral.
n. a. Nerf alaire.
n. ab. Nerf abdominal.
n. c. Nerf crural.
n. m. Nerf mandibulaire.
n. ma. Nerf maxillaire.
n. d. b. Nerf du balancier.
no. Noyau.
p. p. Point de pénétration.
p. p. a. Point de pénétration antérieur.
p. p. p. Point de pénétration postérieur.
p. c. i. Couche protoplasmique interne.
p. c. e. Couche protoplasmique externe.

r. a. d. Racine dorsale du nerf alaire.
r. a. v. Racine ventrale du nerf alaire.
r. ab. d. Racine dorsale du nerf abdominal.
r. ab. v. Racine ventrale du nerf abdominal.
r. c. Racine crurale.
r. c. b. Racine céphalique du nerf du balancier.
s. fib. Substance fibrillaire.
tr. Trachées.

Légende détaillée.

Toutes les coupes destinées à l'étude organalogique sont dessinées à la chambre claire (Verick) à un grossissement uniforme de 70 diamètres.

Planche I.

Astacus fluviatilis (fig. 1 à 4 et fig. 6 à 9). — Fig. 1. Cellules nerveuses d'Écrevisse appartenant à un ganglion thoracique; le protoplasma et les deux nucléoles sont teints en rouge par la safranine, le cylindre-axe intracellulaire est teint en bleu verdâtre par l'hématoxyline et le cuivre. Le cylindre-axe est bifide. — Fig. 2. Même légende, sauf que le cylindre-axe intra cellulaire ne se divise pas. — Fig. 3. Cellule nerveuse fixée par le sublimé et colorée par la safranine; le cylindre-axe ne se colore pas. — Fig. 4. Cellule nerveuse traitée par l'hématoxyline et le cuivre; le protoplasma et le cylindre-axe ont chacun une couleur différente. — Fig. 6. Groupe de petites cellules nerveuses d'Écrevisse; au centre de la figure, pinceau terminal du cylindre-axe intracellulaire appartenant à une grande cellule nerveuse. — Fig. 7 et 8. Coupes en série d'une même cellule nerveuse dont la couche périphérique de protoplasma est teinte en bleu par l'hématoxyline et montre une structure fibrillaire, tandis que la couche interne s'est teinte en rouge par la safranine. — Fig. 9. Coupe longitudinale d'un ganglion abdominal d'Écrevisse, montrant que les cellules conjonctives et le protoplasma des cellules nerveuses se teignent en rouge par la safranine, tandis que les noyaux et les fibres nerveuses se teignent en bleu.

Palinurus vulgaris. — Fig. 5. Cellule nerveuse d'un ganglion thoracique de Langouste montrant la pénétration du cylindre-axe dans le protoplasma de la cellule.

Blatta orientalis. — Fig. 10. Portion du dernier ganglion abdominal montrant deux cellules nerveuses, l'une de grande dimension, l'autre plus petite, qui envoient leur prolongement dans un nerf abdominal. (Méthode d'Ehrlich au bleu de méthylène.)

Planche II.

Melolontha vulgaris. — Fig. 10 *bis.* Coupe horizontale de la chaîne ganglionnaire de la larve. — Fig. 11. Coupe horizontale de la chaîne ganglionnaire de l'adulte.

Rhizotrogus solstitialis. — Fig. 12 à 21. Coupes transversales du ganglion mésothoracique. — Figures 24 à 28 Coupes transversales d'un ganglion abdominal. — Fig. 29. Coupe horizontale, un peu oblique, de la chaîne abdominale. — Fig. 30 à 36. Coupes transversales du ganglion sous-œsophagien.

Blaps mortisaga. — Fig. 22. Coupe transversale du ganglion mésothoracique. — Fig. 23. Coupe transversale du ganglion métathoracique.

Planche III.

Rhizotrogus solstitialis. — Fig. 37. Coupe longitudinale de la chaîne. — Fig. 38 à 43. Coupes longitudinales du 2e ganglion mésothoracique; l'ordre des coupes est de dehors en dedans; la coupe 43 passe par la ligne médiane. — Fig. 44 à 47. Coupes longitudinales du ganglion œsophagien. — Fig. 48 à 53. Coupes horizontales du ganglion mésothoracique. — Fig. 54 à 56. Coupes horizontales du ganglion sous-œsophagien.

N. B. Par erreur, la partie antérieure des ganglions, dans les coupes horizontales de 48 à 56, est tournée vers le bas de la page.

Melolontha vulgaris. — Fig. 57. Coupe longitudinale du connectif situé entre le premier et le second ganglion thoracique.

Astacus fluviatilis. — Fig. 58. Cellule nerveuse avec son cylindre-axe intracellulaire. — Fig. 59. Disposition des fibrilles dans l'intérieur du protoplasma. — Fig. 60. Coupe horizontale de la région ventrale d'un ganglion de l'abdomen. 1. Cellules nerveuses dont le cylindre-axe est coupé perpendiculairement à sa direction. 2. Cellules dont le cylindre-axe est coupé tangentiellement. 3. Cellules dépourvues de cylindre-axe intracellulaire.

Planche IV.

Mesembrina meridiana. — Fig. 61. Coupe longitudinale un peu oblique de la masse thoracique. — Fig. 62. Coupe transversale du ganglion mésothoracique. — Fig. 63. Coupe transversale du ganglion métathoracique. — Fig. 64 et 66. Coupes horizontales de la masse thoracique, la première passant à un niveau supérieur à la seconde.

Cicada orni. — Fig. 66. Coupe longitudinale de la masse thoracique. — Fig. 67. Coupe transversale du second ganglion abdominal. — Fig. 68. Coupe transversale du premier ganglion abdominal et des lobes vocaux. — Fig. 69. Coupe horizontale de la masse thoracique.

Rhizotrogus solstitialis. — Fig. 70. Coupe transversale d'une portion du ganglion métathoracique.

DEUXIÈME THÈSE

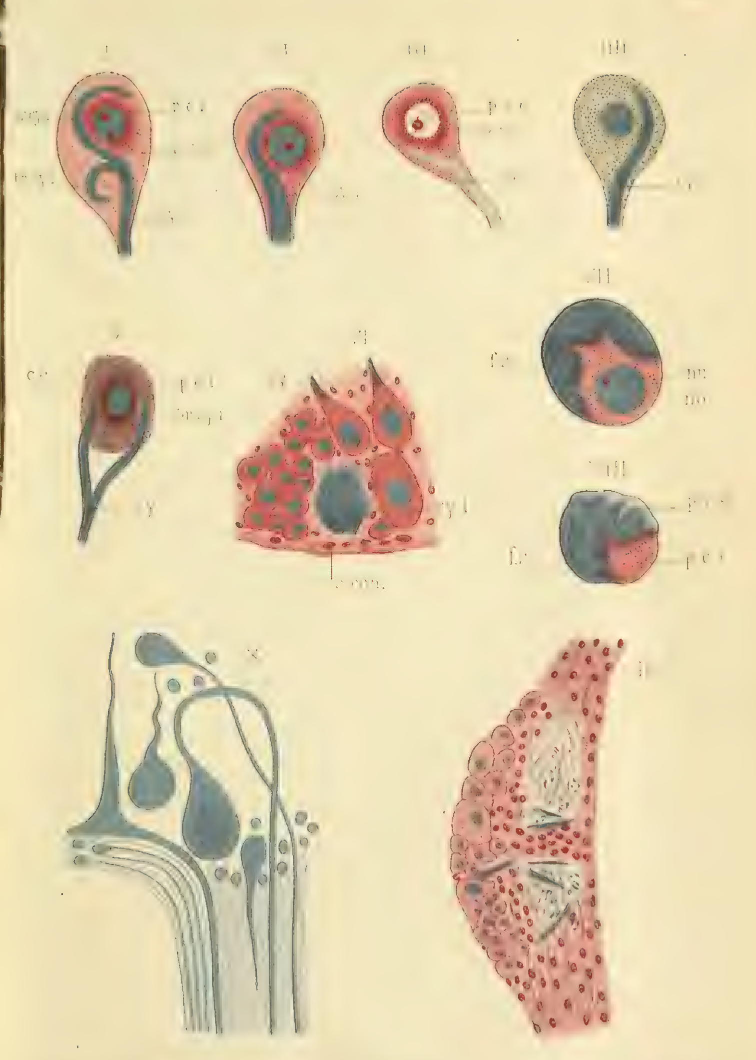
QUESTIONS PROPOSÉES PAR LA FACULTÉ

Botanique. — Les Labiées de la France; leurs modifications, suivant les conditions physiques du milieu extérieur.

Géologie. — Principaux caractères paléontologiques et stratigraphiques de la période silurienne.

Vu et approuvé, Paris, le 12 Avril 1894,
Le Doyen de la Faculté des Sciences,
G. DARBOUX.

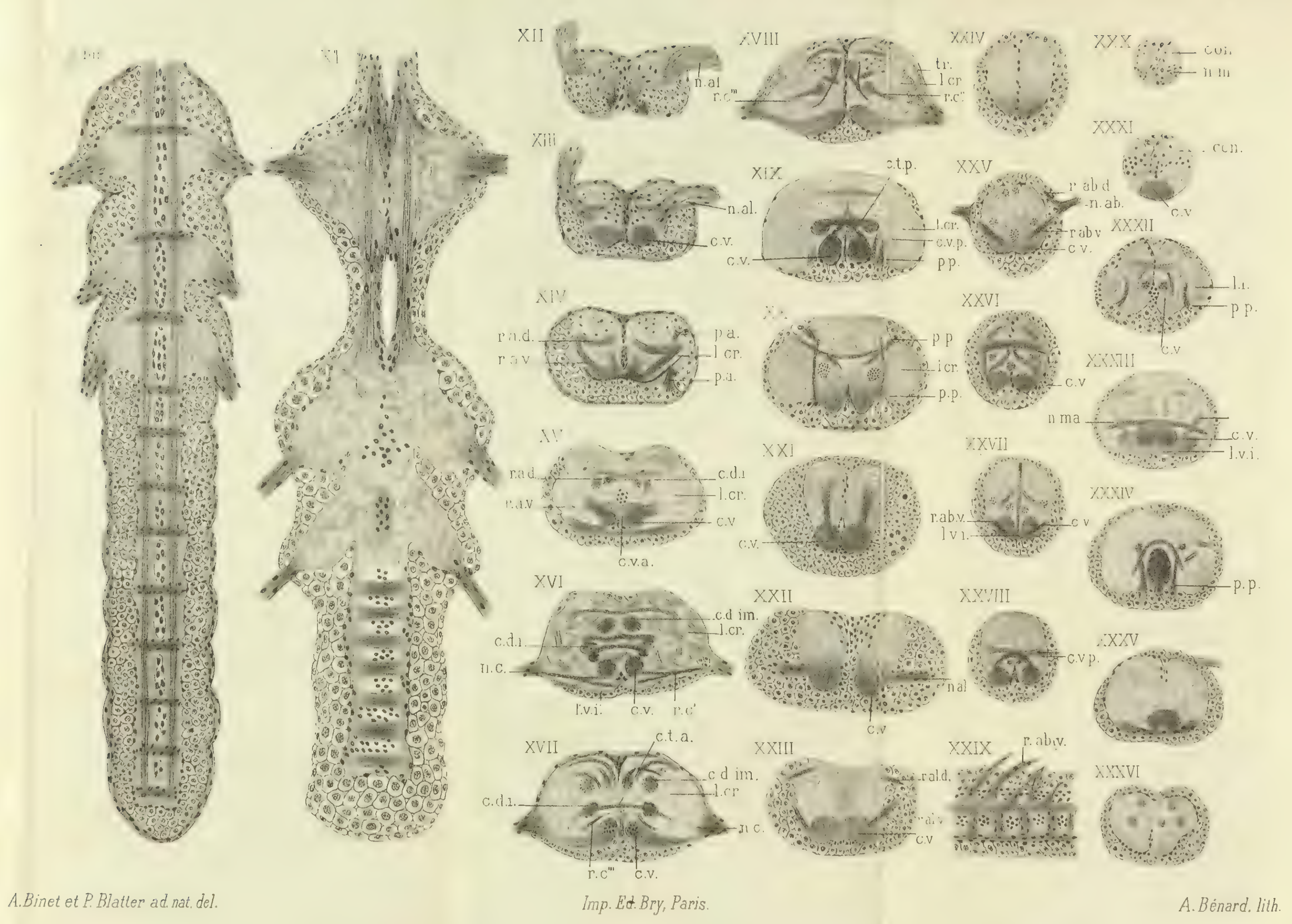
Vu et permis d'imprimer, le 12 Avril 1894,
Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,
GRÉARD.



A. Binet et P. Blatter ad nat. del. *Imp. Ed. Bry, Paris.* *A. Bénard lith.*

Système Nerveux sous intestinal des Insectes

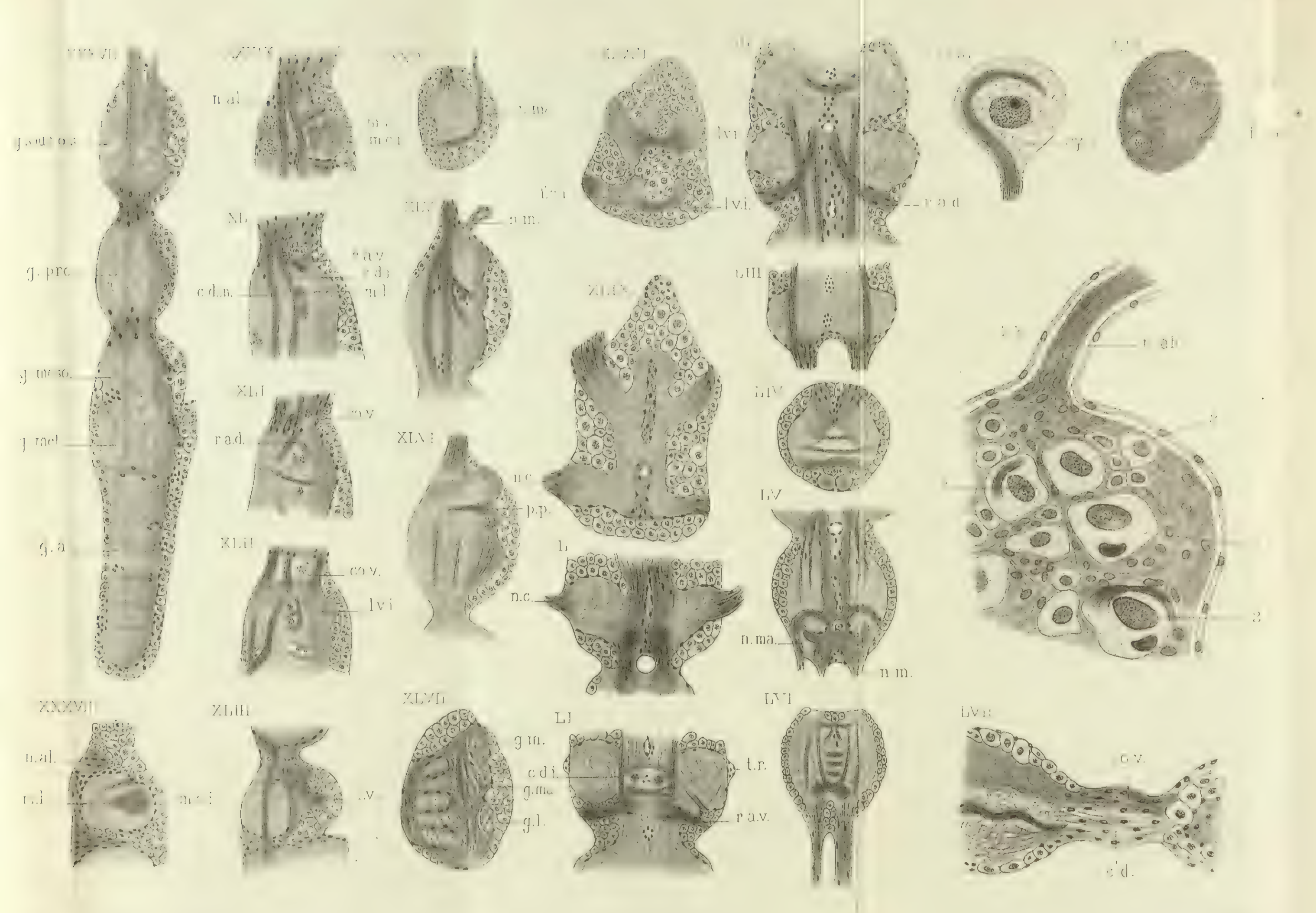
Felix Alcan, éditeur.



A. Binet et P. Blatter ad. nat. del. *Imp. Ed. Bry, Paris.* *A. Bénard. lith.*

Système nerveux sous-intestinal des Insectes.

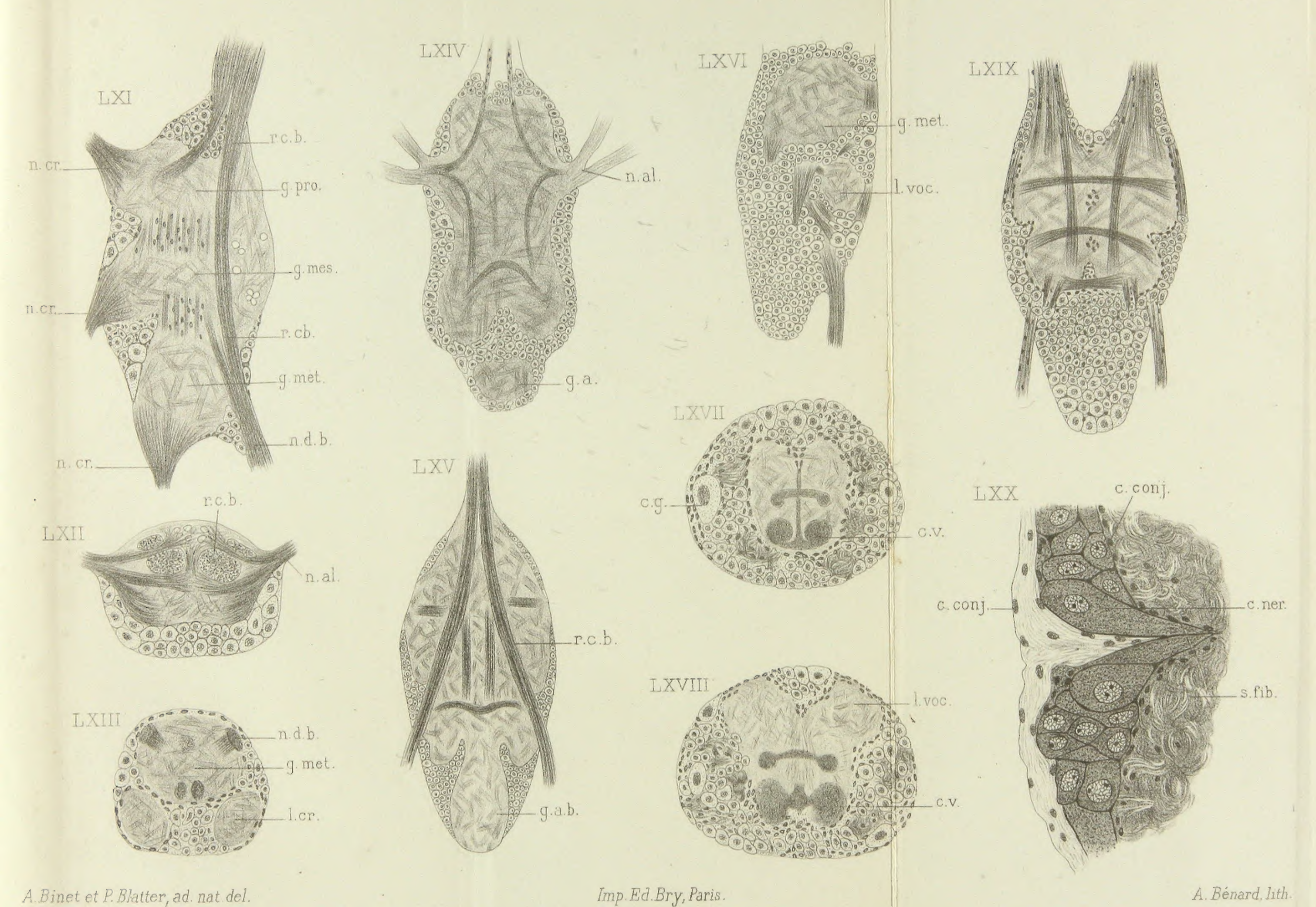
Félix Alcan éditeur.



A. Binet et P. Blatter ad. nat. del. *Imp. Ed. Bry, Paris.* *A. Bénard lith.*

Système nerveux sous-intestinal des Insectes.

Félix Alcan éditeur.



A. Binet et P. Blatter, ad. nat. del. *Imp. Ed. Bry, Paris.* *A. Bénard, lith.*

Système nerveux sous-intestinal des Insectes.

Félix Alcan éditeur.

TABLE DES MATIÈRES

PREMIÈRE THÈSE

Introduction

PREMIÈRE PARTIE

Histologie

DEUXIÈME PARTIE

Anatomie microscopique

TROISIÈME PARTIE

Physiologie

DEUXIÈME THÈSE

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD. — 442-94.